NOUVELLES
ARCHIVES DU MUSÉUM
QUATRIÈME SÉRIE

LES ŒUFS DES ONYCHOPHORES

PAR

M. E.-L. BOUVIER

Les œufs sont produits par l'évolution de certaines cellules qui entrent dans la constitution de l'épithélium ovarien. Cet épithélium est homogène dans toute l'étendue de l'ovaire chez les *Peripatus*, tandis qu'il se différencie (fig. 1) en une zone stérile et en une zone germinative dans la plupart des autres formes, notamment chez les *Peripatopsis* et les *Peripatoides*. Toutes les cellules épithéliales de l'ovaire dans le premier cas et toutes celles de l'épithélium germinatif dans le second semblent identiques et capables de produire un œuf ; mais toutes n'en produisent pas, celles qui demeurent stériles jouant un rôle dans la nutrition et le revêtement de l'œuf.

Caractères généraux du développement de l'œuf.

C'est chez le *Peripatopsis capensis* Grube que le développement de l'œuf a été suivi avec le plus de soins, grâce à un riche matériel d'animaux vivants que M. Sedgwick mit entre les mains de Mlle Sheldon, son élève. D'après les recherches de cette observatrice (*1890*), l'épithélium germinatif se compose d'une masse protoplasmique lâche, spongieuse, et sans

limites cellulaires, au sein de laquelle sont plongés des noyaux pyriformes tous semblables. Certains de ces noyaux grossissent, deviennent ovales et fortement granuleux, acquièrent un nucléole d'abord peu distinct, puis s'entourent d'un protoplasma granuleux et plus dense que rien ne sépare d'ailleurs du protoplasma ambiant. Ainsi ébauché le jeune œuf ovarien continue de croître: il se délimite avec netteté et s'entoure d'un mince follicule à noyaux petits et rares, qui provient certainement des cellules épithéliales avoisinantes; à sa surface apparaît une mince coquille (Shell) et dans son noyau arrondi un réticulum protoplasmique aux angles duquel s'accumule spécialement la chromatine; le nucléole, rond et à contours très nets, occupe dans le noyau une position excentrique. Un peu avant d'arriver au terme de sa croissance intra-folliculaire, le noyau ovulaire présente des modifications profondes : il se rapproche de la périphérie de l'œuf (fig. 2, n° 2), son nucléole se résorbe, sa membrane se plisse et s'atténue, sa substance se fusionne avec le protoplasma ambiant ; en somme le noyau disparaît lorsque les œufs ovariens sont sur le point d'être expulsés. Les œufs se retrouvent ensuite à l'origine des oviductes; leur volume s'est accru grâce aux éléments nutritifs sécrétés par l'ovaire. Ce sont alors des œufs utérins dans lesquels a pénétré un spermatozoïde fécondateur dont le noyau, ou pronucléus mâle, se trouve dans le protoplasma ovulaire, à une faible distance de la membrane. Pourtant la fécondation proprement dite ne s'est pas encore effectuée; le noyau

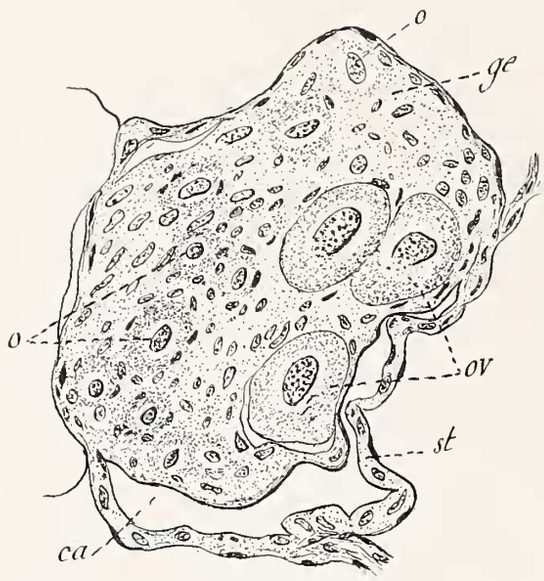


Fig. 1.

Coupe transversale dans un ovaire de l'*Opisthopatus Blainvillei* Gay avec des œufs ovariens à divers stades de développement : *ge*, épithélium germinatif; *st*, épithélium stérile; *ca*, cavité ovarienne ; *o*, noyaux de jeunes oocytes autour desquels commence à s'accumuler le protoplasma ovulaire ; *ov*, œufs ovariens très avancés. (D'après une préparation; gr. 320.)

ovulaire réapparaît près de la surface de l'œuf en un point opposé à celui où se trouve le pronucléus mâle ; il se présente sous la forme d'un fuseau qui émet successivement deux corpuscules polaires (fig. 2, n° 1) et finalement reste dans l'œuf à l'état de pronucléus femelle. Les deux pronucléus vont à la rencontre l'un de l'autre vers le centre de l'œuf ; Mlle Sheldon n'a pas constaté leur fusion, qui est certaine, mais elle les a vus (fig. 3) très rapprochés l'un de l'autre dans le *Peripatopsis Balfouri* Sedgw. (*1890*, 10 et fig. 25). L'œuf proprement dit est alors formé ; jusque-là, c'était une simple oocyte que l'on a coutume de désigner, dans ses deux positions successives, sous les noms d'œuf ovarien et d'œuf utérin.

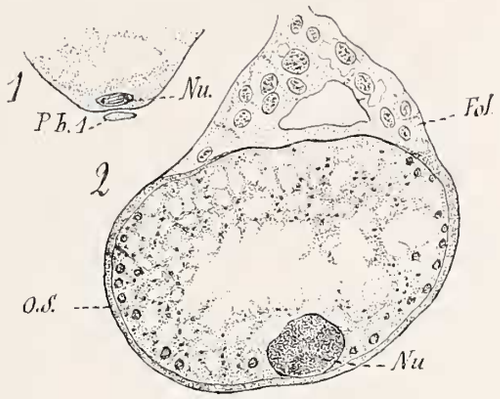


Fig. 2.

Maturation des œufs dans le *Peripatopsis capensis* : n° 1, œuf utérin qui a expulsé un corpuscule polaire (*P..b. 1*) et où le noyau *Nu* se prépare à en former un second ; n° 2 : œuf ovarien très avancé, mais entouré encore de son follicule *Fol* pédonculé. (D'après Mlle Sheldon.)

Les observations de M. Sedgwick concordent exactement avec les précédentes ; elles ont trait aux œufs ovariens avancés (*1885*, 455-456) et surtout aux œufs utérins (*1886*[1], 175-176). Avant la fusion des deux pronucléus, dit l'auteur, le réseau se localise autour de ces derniers ainsi qu'à la surface de l'œuf ; il est baigné par un fluide qui se répand de tous côtés et jusqu'au centre de la cellule reproductrice. Après la fusion, le réseau s'étend partout, mais devient plus dense autour du noyau définitif. Quant aux corpuscules polaires, ils sont toujours présents à la surface de l'œuf et persistent même durant les premiers stades de la segmentation.

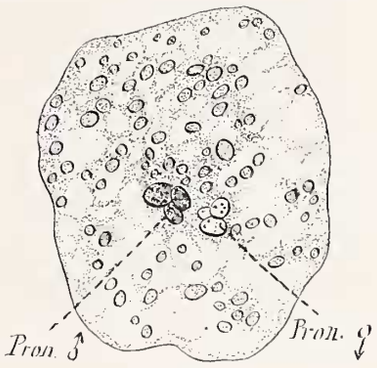


Fig. 3.

Œuf utérin du *Peripatopsis Balfouri* dans lequel sont très rapprochés le pronucléus mâle et le pronucléus femelle. (D'après Mlle Sheldon.)

Pendant que s'effectue sa transformation en œuf, l'oocyte augmente

singulièrement de volume ; d'après Mlle Sheldon, elle atteint 260 μ quand elle descend dans la cavité ovarienne et se retrouve dans l'utérus sous la forme d'un ovoïde qui mesure 560 μ sur 600. Je ne sais quelle est la taille de l'œuf ovarien dans le *P. Balfouri* ; en étudiant, à ce point de vue, trois femelles, j'ai trouvé que les dimensions de l'œuf ovarien et de son noyau prenaient les valeurs successives suivantes :

$$\frac{73\,\mu}{47\,\mu} \text{ et } \frac{29\,\mu}{28\,\mu}, \quad \frac{99\,\mu}{78\,\mu} \text{ et } \frac{30\,\mu}{30\,\mu}, \quad \frac{143\,\mu}{94\,\mu} \text{ et } \frac{32\,\mu}{32\,\mu}, \quad \frac{145\,\mu}{97\,\mu} \text{ et } \frac{37\,\mu}{30\,\mu},$$

mais il est très probable que les œufs ovariens n'étaient pas au terme de leur développement ; tous, en effet, possédaient un noyau très net avec un fort nucléole réticulé, qu'une zone homogène plus claire séparait du réticulum chromatique. En tous cas, d'après M. Sedgwick, l'œuf utérin du *P. Balfouri* mesure $\frac{480\ \mu}{400\ \mu}$.

Chez les *Peripatoides*, où les œufs sont énormes et bourrés de jaune, les phénomènes essentiels de l'évolution ovulaire sont les mêmes, ainsi qu'il résulte des recherches de Mlle Sheldon sur le *P. Novæ-Zealandiæ* Hutton (*1890*, 12-19). Sans doute cet auteur n'a pas constaté la formation des corpuscules polaires dans le riche matériel dont il disposait, mais si l'on remarque qu'il a vu le noyau se dissocier dans les œufs ovariens et réapparaître dans les œufs utérins, on se trouve porté à croire que la caryokinèse productrice des corpuscules est indiquée dans le *P. Novæ-Zealandiæ* comme dans le *Peripatopsis capensis* par la disparition apparente du noyau de l'œuf ovarien, et que si les corpuscules ne sont pas expulsés, ils se produisent néanmoins et sont absorbés par le protoplasma ovulaire où ils restent inclus. On sait que des phénomènes identiques sont fréquents chez beaucoup d'Insectes. Ainsi s'expliquerait, à mon sens, la réapparition transitoire du noyau dans les œufs ovariens très avancés ; Mlle Sheldon n'interprète pas cette réapparition qui représente, très vraisemblablement, le point de départ de la formation d'un corpuscule polaire.

Les figures de Mlle Sheldon ne se prêtent guère à la comparaison des volumes relatifs de l'oocyte et du noyau aux derniers stades évolutifs de

l'œuf. J'ai pu combler cette lacune en effectuant des mesures sur diverses femelles d'un autre *Peripatoides*, le *P. orientalis* Fletcher qui habite l'Australie orientale. Les œufs d'une femelle immature de cette espèce m'ont donné pour la cellule et pour le noyau les dimensions respectives suivantes :

$$\frac{46\,\mu}{37\,\mu} \text{ et } \frac{30\,\mu}{20\,\mu}, \quad \frac{53\,\mu}{53\,\mu} \text{ et } \frac{40\,\mu}{32\,\mu}, \quad \frac{112\,\mu}{78\,\mu} \text{ et } \frac{64\,\mu}{50\,\mu}, \quad \frac{135\,\mu}{92\,\mu} \text{ et } \frac{60\,\mu}{60\,\mu};$$

partout le nucléole était fort apparent et à structure alvéolaire des plus nettes.

Dans l'ovaire d'une femelle adulte, j'ai pu relever les dimensions suivantes :

$$\frac{75\,\mu}{75\,\mu} \text{ et } \frac{53\,\mu}{53\,\mu}, \quad \frac{130\,\mu}{100\,\mu} \text{ et } \frac{60\,\mu}{57\,\mu}, \quad \frac{225\,\mu}{160\,\mu} \text{ et } \frac{72\,\mu}{67\,\mu}, \quad \frac{350\,\mu}{220\,\mu} \text{ et } \frac{80\,\mu}{68\,\mu}, \quad \frac{370\,\mu}{200\,\mu} \text{ et } \frac{92\,\mu}{83\,\mu}.$$

Une autre femelle adulte m'a donné des résultats très analogues :

$$\frac{170\,\mu}{110\,\mu} \text{ et } \frac{77\,\mu}{56\,\mu}, \quad \frac{365\,\mu}{250\,\mu} \text{ et } \frac{85\,\mu}{70\,\mu}, \quad \frac{410\,\mu}{290\,\mu} \text{ et } \frac{72\,\mu}{67\,\mu}.$$

Il résulte de là que le noyau de l'oocyte augmente de volume au cours du développement, mais que cette croissance s'atténue beaucoup vers la fin, c'est-à-dire à mesure qu'approche le commencement de la caryokinèse.

Des phénomènes de semblable nature se manifestent chez les *Eoperipatus*, dont les œufs ressemblent beaucoup, par leur volume et par leur structure, à ceux du *Peripatoides orientalis*. Dans les embryons d'*Eo. Weldoni* Evans, M. Richard Evans (*1901*[a], fig. 13-18) figure des œufs ovariens dont les dimensions progressives sont les suivantes :

$$\frac{79\,\mu}{42\,\mu} \text{ et } \frac{35\,\mu}{27\,\mu}, \quad \frac{79\,\mu}{64\,\mu} \text{ et } 31\,\mu, \quad \frac{112\,\mu}{76\,\mu} \text{ et } \frac{45\,\mu}{36\,\mu}, \quad \frac{164\,\mu}{149\,\mu} \text{ et } \frac{66\,\mu}{46\,\mu}, \quad \frac{253\,\mu}{87\,\mu} \text{ et } \frac{70\,\mu}{69\,\mu};$$

un œuf ovarien (fig. 18 *d*) presque au terme de son évolution mesure $\frac{353\,\mu}{270\,\mu}$.

Un autre embryon de la même espèce m'a permis de relever des dimensions qui concordent avec les précédentes :

$$\frac{58\,\mu}{58\,\mu} \text{ et } 26\,\mu, \quad \frac{97\,\mu}{78\,\mu} \text{ et } 35\,\mu, \quad \frac{110\,\mu}{78\,\mu} \text{ et } \frac{37\,\mu}{32\,\mu}.$$

A l'intérieur d'une femelle adulte (fig. 4), j'ai trouvé des œufs ovariens très avancés qui mesuraient 550 à 600 μ sur 300 μ à 350 μ et des œufs utérins qui atteignaient $\frac{1^{mm},3}{0^{mm},8}$; la croissance des œufs libérés de l'ovaire est donc très accentuée dans l'*E. Weldoni*. M. Richard Evans (*1901*[b], 42, 43, 64, 65 et fig. 13-18) a suivi le développement des oocytes dans le même Onychophore ; au début, les noyaux fertiles ne se distinguent pas des autres dans le mésoderme somatique, mais bientôt ils croissent davantage, s'entourent de protoplasme pour former une cellule bien isolée, un nucléole y apparaît qui devient très vite alvéolaire. Le noyau continue d'augmenter de volume en même temps que ses granulations chromatiques deviennent moins nombreuses ; dans la suite, le cytoplasme se distingue de celui des cellules avoisinantes par sa structure réticulée, le noyau quitte progressivement sa position centrale pour se rendre vers la périphérie de l'œuf où son contour devient plus irrégulier. Ce déplacement du noyau et cette atténuation dans son contour sont les indices manifestes d'une caryokinèse, et bien que M. Evans ne signale ni la disparition apparente du noyau, ni la formation de corpuscules polaires, il y a lieu de croire que ces phénomènes se produisent dans l'*E. Weldoni* comme chez les *Peripatoides*.

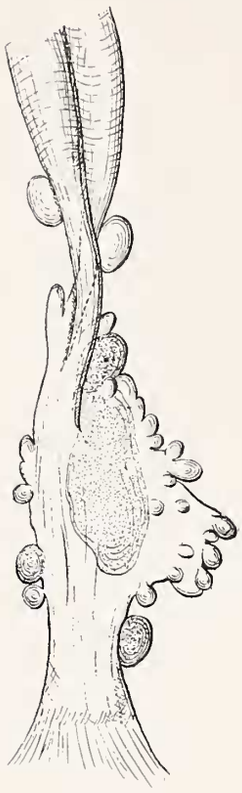


Fig. 4.

Ovaires, oviducte et œufs ovariens pédonculés de l'*Eoperipatus Weldoni* ; en haut les deux réceptacles séminaux, au-dessous les deux réservoirs ovariens, au centre une masse de jaune, en bas l'attache des ovaires. (D'après nature, gr. 15.)

Chez les *Peripatus*, les œufs sont de très petite taille et se font remarquer par les faibles dimensions relatives de leur noyau ; d'ailleurs ils obéissent à la même loi de variations progressives que ceux des autres Onychophores, comme le montrent les mensurations suivantes :

P. soratanus Bouv..... œuf $\frac{18\ \mu}{18\ \mu}$ et noyau 6 μ, cellule $\frac{36\ \mu}{28\ \mu}$ et noyau 10 μ.

P. Ohausi Bouv.	$\frac{41\ \mu}{31\ \mu}$ et 14 μ,	$\frac{48\ \mu}{53\ \mu}$ et 17 μ,	$\frac{60\ \mu}{46\ \mu}$ et 17 μ.
P. Dominicæ Pollard	$\frac{20\ \mu}{20\ \mu}$ et 10 μ,	$\frac{41\ \mu}{36\ \mu}$ et 13 μ,	$\frac{48\ \mu}{36\ \mu}$ et 13 μ.
P. Dominicæ, var. *juanensis* Bouv.	$\frac{24\ \mu}{24\ \mu}$ et 11 μ,	$\frac{54\ \mu}{54\ \mu}$ et 15 μ,	$\frac{70\ \mu}{68\ \mu}$ et 15 μ.

D'après Gaffron (*1885*, Abt. 2, 150) les œufs mûrs du *P. Sedgwicki* Bouv. mesurent de 50 à 60 et leur noyau de 20 à 25 μ.

Les recherches de M. Kennel (*1885*, 101, fig. 5) et de M. Stuhlmann (*1886*, fig. 224, 190) sur le *P. trinidadensis* Kennel montrent que l'épithélium ovarien des *Peripatus* est un syncytium comme celui des formes précédentes, que les oocytes s'y différencient de la même manière et que de bonne heure elles s'entourent de cellules folliculaires. M. Stuhlmann a observé que les œufs utérins sont un peu plus gros que les œufs ovariens, et qu'au sein des pronucléus mâles il se forme des fuseaux nucléaires dont chaque moitié compte six microsomes; il n'a pas suivi la formation des corpuscules polaires, mais il ne doute pas que ces derniers existent, sinon dans les *Peripatoides* où les œufs sont riches en vitellus, au moins dans les *Peripatus* où ils sont très petits et sans réserves nutritives. Au surplus, les deux corpuscules polaires ont été observés par M. Kennel (*1885*, 116) dans l'œuf utérin du *P. trinidadensis* au début de la segmentation, ils se trouvaient sous la membrane vitelline, et étaient résorbés ultérieurement. J'ajoute pour ma part que dans les œufs ovariens les plus gros des *Peripatus*, le noyau est souvent très vague et parfois même disparaît complètement.

Les oocytes des *Opisthopatus* se distinguent essentiellement de ceux des *Peripatus* par leur noyau plus volumineux. Dans l'*O. Blainvillei* Gerv. (1) j'ai constaté (*1902*[c], 713, fig. 49-5°) que les œufs utérins mesurent $\frac{70\ \mu}{50\ \mu}$ avec un noyau de 22 à 23 μ et les plus grands œufs ovariens $\frac{50\ \mu}{35\ \mu}$ avec un noyau de $\frac{19\ \mu}{16\ \mu}$. A leurs divers stades (fig. 1), les oocytes de cette espèce présentent les dimensions suivantes :

(1) J'ai rangé antérieurement cette espèce dans le genre *Peripatopsis* (*1902*) avec lequel, d'ailleurs, elle présente des analogies remarquables.

$$\frac{19\,\mu}{14\,\mu} \text{ et } \frac{14\,\mu}{9\,\mu}, \quad \frac{18\,\mu}{18\,\mu} \text{ et } 9\,\mu, \quad \frac{24\,\mu}{20\,\mu} \text{ et } 12\,\mu, \quad \frac{51\,\mu}{30\,\mu} \text{ et } \frac{23\,\mu}{12{,}2}.$$

Dans l'*O. cinctipes* Purc., où les œufs sont plus gros, j'ai observé un œuf ovarien de 110 μ où le noyau atteignait 38 μ ; d'autre part, M. Purcell a figuré l'ovaire de cette espèce avec des oocytes qui peuvent mesurer près de 100 μ et il ajoute que les œufs, au premier stade de la segmentation, ont un diamètre *minimum* un peu moindre (*1901*, fig. 17 et p. 81). Ainsi le développement de l'œuf ovarien en œuf utérin est accompagné d'une croissance manifeste dans les deux espèces qui composent le genre *Opisthopatus*.

Les œufs des *Paraperipatus* paraissent ressembler beaucoup à ceux de l'*O. cinctipes*. D'après M. Willey (*1898*, fig. 17 et 18), l'oocyte du *P. Novæ Britanniæ Willey* se forme au sein d'un syncytium ovarien et atteint un diamètre de 110 μ à maturité. M. Willey n'indiquant pas le grossissement de ses figures, on ne saurait suivre l'évolution relative des éléments de l'œuf ; toutefois, dans l'une des figures données par cet auteur (fig. 18), on voit que le diamètre du noyau égale à peu près la moitié du diamètre de l'œuf ovarien.

Malgré les lacunes de nos connaissances, on peut dire, avec une certitude presque entière, que chez tous les Onychophores le développement de l'œuf a pour caractères :

1° La formation des œufs dans un syncytium ovarien dont certains éléments, d'abord semblables aux autres, se différencient ultérieurement en oocytes ;

2° La délimitation de l'oocyte par rapport au reste du syncytium et la production d'un nucléole alvéolaire au sein de son noyau ;

3° Le groupement de certaines cellules stériles du syncytium en un follicule qui entoure complètement l'oocyte ;

4° La croissance en volume du noyau, croissance qui est relativement beaucoup moins grande que celle de l'oocyte ;

5° Le déplacement du noyau vers l'un des pôles, et sa disparition apparente précédée par celle du nucléole, phénomènes qui servent de préliminaires à la formation des corpuscules polaires ;

6° Le développement d'une membrane autour de l'oocyte ;

7° L'augmentation de volume plus ou moins grande qui se produit dans l'oocyte après qu'elle a quitté son follicule (transformation de l'œuf ovarien en œuf utérin).

La plupart de ces caractères s'appliquent au développement de l'œuf chez tous les animaux; quelques-uns pourtant sont particuliers aux Onychophores et jettent quelque jour sur les relations de ces êtres.

La présence d'un syncytium ovarien est très fréquente chez les Crustacés et les Insectes; d'ailleurs les œufs sont entourés d'un follicule chez tous les Arthropodes, chez les Hirudinées et chez les Géphyriens. Mais tandis que les Insectes et les Crustacés se caractérisent par une différenciation très précoce de leurs cellules fertiles, les Onychophores ne présentent rien de pareil et, à ce point de vue, ressemblent aux Lithobies ou à certaines Annélides, telles que l'*Ophyotrocha puerilis*. Le follicule des Onychophores ressemble extraordinairement à celui des Arachnides et des Myriapodes; quand il est pédonculé, on pourrait presque le confondre avec celui des Limules ou des Araignées; formé de cellules plates et larges, à noyaux rares et fort espacés, il n'est pas accompagné de cellules nutritives différenciées, ce qui le distingue doublement du follicule des Insectes. Observons toutefois que ces différences ne sont pas absolues et indiquent seulement un état d'évolution peu avancé; chez les Insectes primitifs (Aptérygotes, sauf les Campodes, et Orthoptères), il n'existe pas encore de cellules nutritives différenciées et d'autre part, chez tous les Arthropodes où ces dernières font défaut, on doit considérer comme jouant un rôle plus ou moins grand dans la nutrition de l'oocyte toutes les cellules stériles de l'épithélium ovarien.

Variations dans le développement et les caractères de l'œuf.

Abstraction faite des caractères généraux qui précèdent, les œufs des Onychophores, au cours de leur développement, sont sujets à des variations nombreuses sur lesquelles il ne sera pas inutile d'insister. Ces variations se rattachent intimement à l'évolution de la classe; elles sont relatives au volume des œufs, au vitellus qu'ils contiennent, au noyau

qu'ils renferment, aux membranes qui les enveloppent et à la durée de leur développement.

1° *Variations de taille.* — C'est chez les *Peripatus américains* que les œufs se présentent avec leur volume le plus réduit. D'après Gaffron (*1885*, 150), les œufs mûrs du *P. Sedgwicki* Bouv. ont 50 à 60 μ et leur noyau 20 à 25 μ ; d'après M. Kennel (*1885*, 125), les plus petits œufs utérins du *P. trinidadensis* mesurent en moyenne 40 μ ; des recherches de Sclater (*1888*, 347) on peut conclure qu'il en est de même chez le *P. im Thurmi* Scl. Ces nombres donnent une idée très exacte du volume que peuvent présenter les œufs dans les nombreuses formes du groupe ; ainsi, au cours de mes recherches, les plus grands œufs ovariens que j'ai observés présentaient les dimensions suivantes : $\frac{36\ \mu}{30\ \mu}$ dans le *P. Eiseni* Wheel. ; 45 μ dans le *P. Goudoti* Bouv. ; $\frac{36\ \mu}{28\ \mu}$ dans le *P. soratanus* Bouv. ; $\frac{60\ \mu}{46\ \mu}$ dans le *P. Ohausi* Bouv. ; 40 μ dans le *P. julifornis*, var. *Swainsonæ* Cock. ; $\frac{48\ \mu}{36\ \mu}$ dans le *P. Dominicæ* Poll. ; $\frac{70\ \mu}{68\ \mu}$ dans la var. *juanensis* Bouv. de cette dernière espèce ; $\frac{44\ \mu}{40\ \mu}$ dans le *P. Biolleyi* Bouv. ; $\frac{43\ \mu}{32\ \mu}$ dans le *P. trinidadensis* Sedgw. ; $\frac{50\ \mu}{39\ \mu}$ dans le *P. Sedgwicki* Bouv.

Les *Peripatus africains*, dont l'unique représentant est le *P. Thollonï*, se sont mal prêtés aux observations du même genre ; pourtant, dans cette dernière espèce, j'ai pu mesurer un œuf ovarien qui atteignait $\frac{58\ \mu}{40\ \mu}$.

Grâce aux remarquables découvertes de M. Richard Evans (*1901*[a]), on sait que les *Eoperipatus* se distinguent des *Peripatus* par les dimensions énormes de leurs œufs. Je ne crois pas toutefois que l'œuf ovarien représenté par cet auteur dans la figure 18[a] de son second mémoire (*1901*[b]), soit arrivé au terme de son évolution, encore que le noyau y perde visiblement ses contours arrondis ; cet œuf, en effet, ne mesure pas plus de $\frac{350\ \mu}{270\ \mu}$ et l'on a vu plus haut (p. 6) que dans une femelle adulte de la même espèce (l'*E. Weldoni*), j'ai observé des œufs ovariens de 550 μ à

600 μ sur 300 μ à 350 μ. J'ajoute que la même femelle contenait des œufs utérins de $\frac{1^{mm},3}{0^{mm},8}$.

Les œufs des *Peripatoides* et des *Ooperipatus* sont plus volumineux encore, surtout dans le second de ces genres où, contrairement à ce qu'on observe chez les autres Onychophores, s'est établi le très curieux caractère de l'oviparité. Voici, pour quelques espèces des deux genres, les renseignements que l'on possède sur le volume des œufs ovariens et des œufs utérins.

	ŒUFS OVARIENS TRÈS AVANCÉS.	ŒUFS UTÉRINS.
Peripatoides Suteri Dendy	»	$\frac{1^{mm},43}{0^{mm},83}$ (obs. pers.).
P. Novæ-Zealandiæ Hutt	Mlle Sheldon figure et décrit un œuf ovarien de 500 à 600 μ, qui est encore dans son follicule et muni d'un noyau. M. Moseley dit (*1877*, 86) que les œufs ovariens ont 1 mm. de diamètre.	$\frac{1^{mm},5}{1^{mm},0}$ (Kennel, *1885*, 107). $\frac{1^{mm},5}{0^{mm},8}$ (Sedgwick, *1888*[b], 461). $1^{mm},5$ (Sheldon, *1888*[a], 206).
P. orientalis Fletcher	$\frac{1\ mm.}{1\ mm.}$ (obs. pers.)	$\frac{1^{mm},4}{0^{mm},7}$ (obs. pers.).
Ooperipatus viridimaculatus Dendy	M. Dendy (*1902*) observe et décrit des œufs ovariens (fig. 31) qui sont presque aussi gros que des œufs utérins; approx. $\frac{1^{mm},5}{1^{mm},2}$.	$\frac{2^{mm},44}{1^{mm},00}$ $\frac{2^{mm},12}{1^{mm},20}$ D'après Dendy, (*1902*, p. 375, 382 et fig. 51).
O. oviparus Dendy	D'après M. Dendy (*1902*, 377, fig. 4, 12-15), les œufs ovariens les plus avancés atteignent un diamètre de $1^{mm},4$.	$\frac{1^{mm},9}{1^{mm},5}$ (Dendy, *1902*, 382, fig. 4, 9, 10). $\frac{2^{mm},2}{1^{mm},4}$ (obs. pers.).

Pour être complet, j'ajoute que M. Hutton (*1876*, 367) attribue aux œufs utérins du *P. Novæ-Zealandiæ* un grand diamètre de $0^{pouce},084$, qui correspond à $2^{mm},133$. Ces dimensions me paraissent bien fortes et je me demande si M. Hutton n'aurait pas relevé ses mesures sur quelques spécimens appartenant à une espèce ovipare. Cette observation faite, on peut dire, avec une rigueur assez grande : 1° que dans le genre *Peripatoides*

les œufs ovariens mesurent $\frac{1^{mm}}{1^{mm}}$ et les œufs utérins environ $\frac{1^{mm},5}{0^{mm},8}$; 2° que les œufs ovariens des *Ooperipatus* sont plus gros $\frac{1^{mm},4}{1^{mm},2}$ que les œufs utérins des *Peripatoides* et que leurs œufs utérins mesurent à très peu près $\frac{2^{mm}}{1^{mm},5}$.

Au point de vue du volume de leurs œufs, les *Opisthopatus* et les *Paraperipatus* se rapprochent bien plus des *Peripatus* que des *Peripatoides*. On a vu plus haut que les œufs ovariens de l'*O. Blainvillei* peuvent atteindre au moins $\frac{50\ \mu}{35\ \mu}$ et que les œufs utérins de la même espèce mesurent $\frac{70\ \mu}{50\ \mu}$; ces dimensions dépassent légèrement celles qui caractérisent les œufs des Péripates américains. Dans l'*O. cinctipes*, M. Purcell (*1901*, fig. 17) a figuré des œufs ovariens dont le diamètre atteignait près de 100 μ et j'ai observé moi-même des œufs utérins de 110 μ. D'après M. Willey, les œufs utérins du *Paraperipatus Novæ-Britanniæ* sont à très peu près de même taille.

Bien plus importantes et curieuses sont les variations du volume des œufs dans les *Peripatopsis*. Les œufs ovariens du *P. Sedgwicki* Purc. ne me paraissent pas avoir plus de $\frac{200\ \mu}{165\ \mu}$, mais les œufs utérins sont de dimensions fort diverses : à l'origine des branches utérines d'une même femelle j'en ai compté plusieurs dont les diamètres variaient entre $\frac{125\ \mu}{70\ \mu}$ et $\frac{370\ \mu}{300\ \mu}$. Je ne sais comment interpréter ces différences considérables qui peuvent provenir, soit d'une contraction passagère de l'œuf lorsqu'il passe dans l'utérus, soit de l'inégale maturation des œufs qui se détachent des ovaires ; cette dernière hypothèse me paraît de beaucoup la plus probable, encore qu'aucune autre espèce ne présente des variations aussi considérables dans les dimensions des œufs utérins. On n'a pas encore étudié les œufs utérins du *P. Moseleyi* Wood-Mason, et cette lacune dans nos connaissances ne laisse pas d'être fort regrettable ; par contre, j'ai observé dans cette espèce des œufs ovariens très divers, dont le

plus grand mesurait $\frac{172\ \mu}{116\ \mu}$. Ce dernier œuf renfermait très évidemment des matières nutritives, mais il n'était pas encore mûr, car on y voyait un noyau arrondi très distinct. Dans le *P. clavigera* Purc., j'ai mesuré un œuf ovarien de $\frac{150\ \mu}{110\ \mu}$ et un œuf utérin de 200 μ ; dans le *P. leonina* Purc., je n'ai vu que des œufs ovariens qui ne dépassaient pas $\frac{150\ \mu}{110\ \mu}$ et n'offraient aucune trace de phénomène caryokinétique. Plusieurs exemplaires de *P. Balfouri* Sedgw. m'ont permis d'étudier des œufs ovariens très nombreux ; chez une femelle, plusieurs de ces œufs mesuraient $\frac{142\ \mu}{110\ \mu}$ et un autre atteignait $\frac{370\ \mu}{210\ \mu}$; dans ce dernier, le noyau avait en grande partie disparu. Les œufs utérins de cette espèce, d'après M. Sedgwick, sont longuement ovoïdes et leur grand diamètre varie entre 400 et 480 μ (*1888*[b], 451). D'après M. Moseley (*1874*, 767) les œufs ovariens du *P. capensis* Grube auraient 170 μ, mais ils ne sont pas mûrs à ce stade, car Mlle Sheldon a mesuré des œufs de 260 μ qui étaient encore attachés aux ovaires ; le même auteur (*1890*, 6) attribue un grand diamètre de 600 μ aux œufs utérins les plus jeunes de la même espèce ; d'après M. Sedgwick (*1888*[b], 448), ce diamètre varie de 560 à 600 μ. Ainsi, dans le genre *Peripatopsis*, le volume des œufs augmente dans des proportions assez considérables quand on s'éloigne du *P. Sedgwicki* pour se rapprocher du *P. capensis* ; nous verrons dans la suite qu'à ces différences de volume correspondent des différences singulièrement frappantes dans l'évolution embryonnaire.

En résumé, au point de vue des dimensions des œufs, les Onychophores peuvent être disposés de la manière suivante : *Peripatus américains* (40 à 50 μ), *Péripatus africains* (50 μ), *Opisthopatus* et *Paraperipatus* (70 à 110 μ), *Peripatopsis*, depuis le *P. Sedgwicki* (200 μ) jusqu'au *P. capensis* (600 μ), *Eoperipatus* $\frac{1\,300\ \mu}{800\ \mu}$, *Peripatoides* $\frac{1\,500\ \mu}{800\ \mu}$ et *Ooperipatus* $\frac{2\,000\ \mu}{1\,500\ \mu}$. Ce simple tableau suffit pour montrer qu'il n'existe aucune relation importante entre le volume des œufs et la taille des Onycho-

phores; toutefois il est fort possible que, dans chaque groupe et dans chaque espèce, les plus grandes femelles produisent des œufs légèrement plus gros.

2° *Variations des follicules.* — D'autre part, on ne saurait douter que la forme et la position des follicules soient en relation étroite avec les dimensions des œufs. Chez les *Ooperipatus*, les *Peripatoides* et les *Eoperipatus* (fig. 4), ces derniers font saillie à la surface des ovaires où ils sont retenus par un follicule pédonculé dont les très minces parois ne renferment que des noyaux rares et fort petits (fig. 5); de ce fait les glandes génitales femelles sont recouvertes de grains qui leur donnent un aspect tout particulier. La même disposition s'observe chez tous les *Peripatopsis* (fig. 2, n° 1), dans le *Paraperipatus Novae Britanniae* et dans l'*Opisthopatus cinctipes*; par contre, dans toutes les autres formes (*Opisthopatus Blainvillei*, *Peripatus* américains et africains), les œufs restent inclus dans l'épithélium ovarien (fig. 1), ils ne font point saillie au dehors et leurs follicules présentent des noyaux assez nombreux. Avec M. Willey, nous dirons que les œufs de cette dernière sorte sont *endogènes* et nous appellerons œufs *exogènes* ceux qui font saillie à la surface des ovaires. Les œufs exogènes ont été signalés pour la première fois dans le *P. capensis* où M. Moseley les a très correctement figurés (*1874*, fig. 1, pl. 74); depuis on les a fréquemment décrits et représentés dans la même espèce et dans le *P. Balfouri*; M. Hutton (*1876*), M. Moseley (*1876*) et Mlle Sheldon (*1890*) en ont fait l'étude dans le *Peripatoides Novæ-Zealandiæ*, M. Fletcher (*1892*[b]) les a signalés dans le *P. orientalis*, M. Dendy (*1902*) dans les *Ooperipatus*, M. Evans dans les *Eoperipatus* (*1901*[a]) et M. Purcell (*1901*) dans l'*Opisthopatus cinctipes*. Quant aux œufs endogènes, l'étude en a été faite par Gaffron (*1885*) dans le *Peripatus Sedgwicki* et par M. Kennel (*1885*) dans le *P. trinidadensis* et le *P. torquatus*. Il suffit de

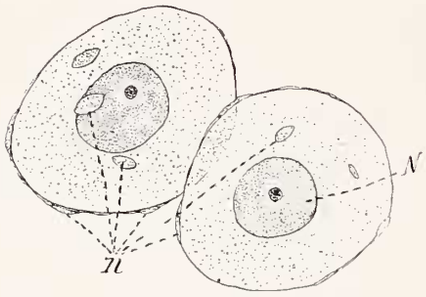


Fig. 5.

Eoperipatus Weldoni, deux jeunes œufs d'un embryon dans leur follicule : N, noyau ovulaire; *n*, noyaux folliculaires. (D'après nature, gr. 320.)

jeter un coup d'œil sur les ovaires à follicules saillants pour se convaincre que pareille disposition est nécessitée par le volume des œufs ; ces derniers, très évidemment, ne sauraient trouver place dans l'épithélium germinatif, qui est d'ailleurs localisé en certaines parties de l'ovaire. A cause de leur très faible volume ils peuvent rester dans cet épithélium chez l'*Opisthopatus Blainvillei* et, à plus forte raison encore, dans les *Peripatus* où leur dimension est encore moindre et où l'épithélium fertile tapisse partout les ovaires.

3° *Variations dans les réserves nutritives.* — Pour la plus grande part, l'accroissement du volume des œufs est dû à la formation de réserves nutritives. Ces dernières font défaut chez toutes les formes dont les œufs sont de petite taille, c'est-à-dire dans les *Peripatus*, les *Paraperipatus*, et les *Opisthopatus* ; par contre, on les observe, en quantité plus ou moins considérable, dans les œufs des *Peripatopsis*, des *Eoperipatus*, des *Peripatoides* et des *Ooperipatus*.

Mlle Sheldon a suivi la formation de ces réserves dans les œufs du *Peripatoides Novæ-Zealandiæ* (1890) où, d'ailleurs, elles avaient été signalées par M. Hutton (*1876*, 367, fig. 9, 10 et 11), puis par M. Moseley (*1877*, 90) qui les considère comme une substance huileuse. Au début, le jeune œuf ovarien du *P. Novæ-Zealandiæ* est exclusivement formé, en dehors du noyau, par un protoplasma finement granuleux et sans vacuole, dans lequel apparaissent bientôt quelques réserves, sous la forme de jaune en fins globules. Plus tard le noyau se ride et semble perdre une partie de sa substance en produisant des corps inégaux, arrondis et homogènes, très colorables par le picro-carmin ; bientôt il est réduit à son nucléole et l'on ne trouve plus dans le protoplasme, en dehors des globules vitellins, que les corps arrondis précédents qui se transforment probablement en jaune. Un peu avant la fin de son évolution, l'œuf ovarien se confond avec ses parois folliculaires ; dans son protoplasma « réticulé et vacuolaire » (15, fig. 31) se trouvent une petite quantité de jaune sous la forme de sphères épaisses, et des petits noyaux ovales ou arrondis qui ressemblent complètement à ceux du follicule et qui proviennent presque certainement de ce dernier. Puis l'œuf s'accroît beaucoup et peut atteindre 500 μ, grâce au jaune qui se trouve abondamment répandu dans son

réseau protoplasmique ; d'ailleurs, des parois pédonculaires lui arrivent des noyaux qui donnent sans doute des sphères de jaune comme les noyaux issus des follicules. Finalement, le protoplasme ovulaire se localise dans une sorte de noyau situé près du point d'attache des follicules ; partout ailleurs il est complètement caché par des sphères de jaune étroitement contiguës, entre lesquelles on ne trouve plus trace des noyaux pédonculaires ou folliculaires, ceux-ci ayant sans doute été convertis en jaune. Ainsi fait, l'œuf ovarien se détache et devient un œuf utérin ; chemin faisant, il continue à grossir et à augmenter ses réserves qui proviennent alors, au moins pour une grande part, des sphérules de jaune situées dans les cavités ovariennes, surtout au voisinage de l'épithélium stérile qui semble leur donner naissance (*1890*, fig. 16). Mlle Sheldon (*1888*[a], 208) a suivi l'évolution ultérieure de cet œuf qui, d'abord, se compose d'un réseau protoplasmique entourant les sphères du jaune ; il paraît d'abord dépourvu de noyau, mais celui-ci réapparaît dans la suite, entouré d'une couche de protoplasme dont le réseau lâche se continue entre les sphères vitellines.

De ces observations, Mlle Sheldon (*1890*, 23, 25) conclut que le jaune de l'œuf provient de quatre sources différentes : 1° du protoplasma ovulaire ; 2° du noyau ; 3° des cellules folliculaires ; 4° de l'ovaire lui-même dont l'épithélium stérile serait vitellogène. Il me semble bien difficile de contester les conclusions précédentes, car si le jaune ovulaire n'a pas chez tous les autres animaux ces origines multiples, du moins dérive-t-il toujours de l'une ou de plusieurs d'entre elles. A propos du rôle joué par le follicule dans les formations vitellines, Mlle Sheldon cite les opinions de M. Ray-Lankester sur la *Sepia*, de M. Will sur les Hydrocoryses et de M. Beddard sur le Lepidosiren ; aujourd'hui, on pourrait singulièrement étendre cette liste et montrer par des exemples choisis dans les groupes les plus variés (Tuniciers, Gastéropodes, etc.), que le jaune d'origine folliculaire peut se produire suivant le mode indiqué par Mlle Sheldon. Il en est ainsi notamment chez les Insectes ; dans ces animaux, disent MM. Korschelt et Heider (*1902*, 319), « on peut observer que la limite des cellules épithéliales (folliculaires) vis-à-vis du protoplasma de l'œuf devient indistincte, parce qu'il se produit toujours là

une forte émission de matières nutritives sous la forme de fines gouttelettes ». Ce n'est point la transformation de noyaux folliculaires en jaune, mais c'est une disposition toute particulière qui la rend possible. Ne voit-on pas, chez les Ascidies et les Gastéropodes pulmonés, certaines cellules folliculaires émigrer à l'intérieur de l'œuf et y être consommées ?

MM. Korschelt et Heider ont également indiqué, avec beaucoup de précision, le rôle important que joue le noyau dans la formation du jaune. C'est un rôle de nutrition par excellence, mais on peut croire, avec Mlle Sheldon, que des particules nucléaires donnent également naissance à des matières de réserve. « Il y a, disent les deux embryologistes (*1902*, 258), une série d'observations relatives aux œufs des Insectes et des Amphibiens, d'après lesquelles de petites parties en forme de bourgeons se détacheraient de la vésicule germinative pour se distribuer dans l'ooplasme... Bien que ces observations aient soulevé quelque doute, et certaines d'entre elles à juste titre, elles sont si nombreuses et portent sur des objets si différents que l'on doit tenir pour vraisemblable l'existence de tels rapports entre la vésicule germinative et l'ooplasme. On a fait des observations semblables sur les œufs d'Ascidies... enfin, tout récemment, van der Stricht (1898) et Schockaert (1901) rapportent que dans les œufs des Turbellariés, certaines particules chromatiques émigrent de la vésicule vitelline et prennent part directement à la formation du jaune. » D'après les observations de Mlle Sheldon, la formation des particules précède la disparition apparente du noyau, c'est-à-dire le commencement de la caryokinèse ; d'où il suit qu'une portion plus ou moins grande de ces particules doit prendre part à la formation du fuseau nucléaire.

Quant au rôle des parois ovariennes dans la formation du jaune, on ne saurait le mettre en doute ; il est d'ailleurs rendu évident par la croissance rapide des œufs utérins. Mlle Sheldon (*1900*, fig. 26) a signalé la présence de globules vitellins dans la cavité ovarienne du *Peripatoides Novæ-Zealandiæ*, et j'ajoute que semblable observation peut être faite chez tous les Onychophores à œufs très volumineux. Dans un exemplaire d'*Eoperipatus Weldoni*, dont j'ai fait l'étude (fig. 4), une masse énorme de jaune occupait le centre du sac ovarien.

M. Dendy (*1902*, 377, 378, fig. 14-16) donne quelques détails intéressants sur les réserves nutritives de l'*Ooperipatus oviparus*. Dans les jeunes œufs ovariens de cette espèce, le protoplasme est uniformément et finement granuleux ; plus tard, le jaune s'y dépose en quantité considérable sous la forme de granules très réfringents ; plus tard encore, ces granulations se disposent autour de globules sphériques formés par une substance claire et transparente, globules qui occupent parfois l'intérieur de corpuscules irréguliers et polygonaux légèrement plus grands qu'eux-mêmes. « Dans le but d'étudier la structure du jaune, dit l'auteur, une certaine quantité de celui-ci fut extraite d'un œuf qui se trouvait dans l'oviducte. Cette provision provenait d'un exemplaire d'*Ooperipatus oviparus* qui avait été longtemps conservé dans l'alcool ; une partie en fut traitée par l'acide osmique, une autre par l'éosine et examinée dans l'huile de girofle. Il fut trouvé que le jaune se compose surtout des globules clairs et transparents ci-dessus mentionnés, chacun de ces globules étant inclus dans un corpuscule polygonal de structure presque homogène. L'aspect polygonal des corpuscules est apparemment dû à la pression réciproque. Leur diamètre est d'environ 0,016^{mm}. Les globules et les corpuscules qui les entourent prennent une belle teinte foncée par la solution alcoolique d'éosine, mais l'acide osmique (en solution à 2 p. 100) a peu d'effet sur eux, et en section, traités par le carmin boracique et la méthode acide-alcool, ils ne paraissent pas se colorer. Actuellement, on ne saurait dire avec quelque certitude si les granules vitellins très réfringents qu'on observe dans les œufs ovariens, présentent quelque relation avec les corpuscules et les globules que ces derniers contiennent, mais il ne semble pas invraisemblable que le jaune se dépose d'abord sous la forme finement granuleuse et que, par une transformation ultérieure, il produise les globules relativement grands, avec les corpuscules qui les enveloppent. »

D'après M. Richard Evans (*1901*^{b}, 42, 43, fig. 18), les relations du cytoplasme et du jaune, dans les *Eoperipatus*, rappellent à tous égards les *Peripatoides* ; on sait d'ailleurs que les œufs sont à peu près de même taille dans les deux formes et présentent une égale abondance de réserve vitelline. Semblable d'abord au cytoplasme des cellules environnantes, le

protoplasma présente ensuite des alvéoles clairs qui s'assombrissent peu à peu, sans doute à la suite du dépôt de fins globules vitellins. « L'œuf augmentant de volume, les globules semblent se confondre pour former des corps plus grands ; dans bien des cas, ces corps paraissent confluer en masses, c'est-à-dire en systèmes de granules qui présentent divers centres de dépôt, ainsi qu'un revêtement commun. » Autant qu'on en peut juger, cette disposition doit être fort semblable à celle de l'*Ooperipatus oviparus*.

Examinons maintenant, avec Mlle Sheldon (*1900*, p. 2-12), la formation des réserves nutritives dans les Onychophores où l'œuf est déjà beaucoup moins volumineux, c'est-à-dire chez les *Peripatopsis*. On sait que l'œuf du *P. capensis* prend naissance dans un protoplasma syncytial « très réticulé et spongieux » ; au début, ce protoplasma vient former une couche « dense et granuleuse » autour du noyau, se recouvre d'une membrane et conserve sa structure pendant près de neuf mois. En avril, quelques semaines avant l'expulsion, le protoplasma ovulaire est encore granuleux, mais il contient de nombreux petits globules réfringents « qui paraissent être du jaune ». Un peu plus tard, le protoplasme « perd sa structure dense et devient plus lâche », mais on est presque arrivé à la maturation et déjà s'atténuent les contours du noyau. L'expulsion se produit peu après, et dans l'œuf utérin le plus jeune, on ne trouve plus qu'un protoplasma très vacuolaire, entre les mailles duquel se trouvent de petits corps arrondis, très réfringents et fortement colorables, parfois accompagnés d'une substance granuleuse faiblement chromophile « qui est probablement un coagulum ». Bientôt les particules réfringentes disparaissent, tandis qu'un petit nombre de corps anguleux se déposent dans le protoplasma ; quand le noyau apparaît de nouveau dans l'œuf, il est entouré d'une masse protoplasmique plus dense qui se continue dans la masse ovulaire par un réticule où sont distribuées de petites granulations chromatiques. Autant qu'on en peut juger d'après la description précédente, le jaune du *P. capensis* présente des modifications profondes ou même semble disparaître dans l'œuf utérin. Il n'en est certainement pas de même dans le *P. Balfouri*, car Mlle Sheldon décrit et figure (*1900*, fig. 25), dans cette espèce, un œuf utérin où les pronucléus

vont se conjuguer et qui renferme à son intérieur une quantité assez considérable de sphères vitellines (Voy. fig. 3, p. 3).

Des différences de même nature avaient été signalées antérieurement par M. Sedgwick (*1886*[a], 175-178); dans l'œuf du *P. Balfouri* et à un degré moindre dans celui du *P. capensis*, cet auteur a observé des corps anguleux et fortement chromophiles qu'il prit d'abord pour du jaune, mais qu'il considéra ultérieurement comme des expansions nodales du réseau protoplasmique. Il n'y aurait donc pas de jaune dans l'œuf, si ce n'est peut-être les globules très réfringents qu'on trouve en petit nombre au sein du fluide interréticulaire. Dans sa Monographie des Peripatus, M. Sedgwick (*1888*[b], 448) reconnaît pourtant que les œufs du *P. capensis* renferment une petite quantité de jaune, ce qui concorde bien mieux avec les observations de Mlle Sheldon, et aussi avec les miennes propres. Dans les diverses espèces du genre *Peripatopsis*, en effet, on voit toujours de fines granulations vitellines s'accumuler dans l'œuf, qui acquiert de ce fait une réfringence caractéristique.

Peripatus Ohausi	$\frac{18\,\mu}{18\,\mu}$ et 6 μ	.....	.....	.....	.....
— *Dominicæ*	.....	$\frac{48\,\mu}{18\,\mu}$ et 13 μ	.....	.....	.....
— *Dominicæ juanensis*	.....	.....	.....	$\frac{70\,\mu}{68\,\mu}$ et 15 μ	.....
Opisthopatus Blainvillei	$\frac{18\,\mu}{18\,\mu}$ et 9 μ	$\frac{51\,\mu}{30\,\mu}$ et $\frac{23\,\mu}{12\,\mu}$	.....	.....	.....
— *cinctipes*	.....	.....	.....	.....	110 μ et 38 μ
Peripatopsis Sedgwicki	.....	.....	.....	$\frac{76\,\mu}{63\,\mu}$ et $\frac{30\,\mu}{28\,\mu}$	$\frac{107\,\mu}{64\,\mu}$ et 37 μ
— *Moseleyi*	.....	.....	$\frac{77\,\mu}{47\,\mu}$ et $\frac{29\,\mu}{23\,\mu}$	$\frac{88\,\mu}{62\,\mu}$ et $\frac{32\,\mu}{27\,\mu}$	$\frac{100\,\mu}{95\,\mu}$ et 32 μ
— *Balfouri*	.....	.....	$\frac{75\,\mu}{45\,\mu}$ et $\frac{32\,\mu}{25\,\mu}$	.....	$\frac{112\,\mu}{77\,\mu}$ et $\frac{40\,\mu}{32\,\mu}$
Eoperipatus Weldoni	.....	.....	58 μ et 26 μ	.....	$\frac{110\,\mu}{78\,\mu}$ et $\frac{39\,\mu}{32\,\mu}$
Peripatoides orientalis	.....	$\frac{46\,\mu}{37\,\mu}$ et $\frac{30\,\mu}{20\,\mu}$	53 μ et $\frac{40\,\mu}{32\,\mu}$	75 μ et 53 μ	$\frac{112\,\mu}{78\,\mu}$ et $\frac{64\,\mu}{50\,\mu}$

4° *Variations dans le noyau.* — Indépendamment des modifications qu'il subit au cours de sa croissance, le noyau présente, suivant les

groupes, des différences de volume qui ne sont peut-être pas sans quelque rapport avec l'élaboration du jaune. J'indique dans le tableau ci-dessus, d'après mes propres mesures, les dimensions de l'oocyte et du noyau chez quelques représentants des divers genres; dans une même colonne verticale sont relevées les dimensions d'oocytes sensiblement égales, ce qui rend leur comparaison plus facile.

On a vu plus haut (p. 4 et 5) que les dimensions du noyau ne varient pas sensiblement à l'intérieur d'un même genre, mais le tableau précédent montre que ces dimensions peuvent être fort différentes d'un genre à l'autre. C'est chez les *Peripatus* que le noyau présente ses dimensions les plus faibles, c'est chez les *Peripatoides* (et sans doute aussi chez les *Ooperipatus*) qu'il atteint de beaucoup les plus fortes. Entre ces deux extrêmes s'intercalent les *Opisthopatus*, les *Peripatopsis*, les *Eoperipatus* (probablement aussi les *Paraperipatus*) qui présentent des noyaux ovulaires de dimensions à peu près égales.

En présence de ces faits, il semble bien difficile de contester que la croissance en volume du noyau est corrélative de l'accumulation du jaune à l'intérieur de l'œuf. Il faut observer pourtant qu'il semble n'exister aucune proportionnalité de croissance entre ces deux parties de l'œuf; c'est ainsi que les *Eoperipatus*, malgré leur œuf volumineux, ressemblent complètement, par leurs dimensions nucléaires, aux *Opisthopatus* qui ont des œufs fort petits et, à ce point de vue, se rapprochent bien plus des *Peripatus* que des *Peripatoides*.

Remarquons d'ailleurs que les caractères volumétriques de l'œuf des Onychophores sont acquis dès le début de l'évolution intra-ovarienne, bien avant que le jaune commence à se produire et souvent même avant que la cellule ovulaire se soit différenciée et isolée dans la masse du syncytium germinatif. A ses débuts, la première oocyte du *Peripatoides orientalis* n'est pas plus volumineuse que les œufs mûrs des *Peripatus* et pas plus qu'eux ne renferme du jaune, pourtant elle possède déjà un noyau de dimensions doubles; et d'autre part, dans les figures du beau travail de M. Richard Evans, nous observons (*1901*[b], fig. 16[a], 17[a]) que les noyaux ovulaires de l'*Eoperipatus Weldoni* ont un diamètre d'au moins 23 μ avant que se différencie et s'isole autour d'eux le

protoplasme qui les entoure. Cette précocité des caractères volumétriques du noyau de l'œuf est un trait frappant de l'ontogénie des Onychophores ; essentiellement héréditaire, elle est un résultat manifeste de la phylogénie et par conséquent très propre à jeter quelque jour sur l'histoire de l'œuf dans les animaux qui nous occupent (Voy. la fin du chapitre, p. 41).

Avant de terminer cette étude des variations du noyau, je dois signaler la présence fréquente, autour du nucléole, d'une aire très peu chromophile et homogène, qui se présente sous la forme d'un anneau. Mlle Sheldon (*1900*) a décrit et figuré cette zone dans le *Peripatoides Novæ-Zealandiæ* (13, fig. 26, 27, 28) et M. Dendy (*1902*, 377, fig. 14) dans l'*Ooperipatus oviparus*. Je l'ai observée moi-même dans toutes les espèces du genre *Peripatopsis*, surtout chez le *P. Balfouri* où elle se manifeste avec une évidence toute particulière dans les œufs ovariens de moyenne taille. Bien que je n'aie pu l'apercevoir dans l'*Eoperipatus Weldoni* et qu'elle n'y soit pas signalée par M. Evans, on peut se demander si elle ne serait pas un caractère des œufs plus ou moins riches en matières nutritives. En tous cas, je ne l'ai jamais constatée dans les diverses espèces du genre *Peripatus*.

5° *Variations dans la membrane ovulaire.* — L'enveloppe ovulaire des *Peripatus* est une simple membrane vitelline dont l'apparition semble fort tardive. Dans l'épithélium de ces Onychophores l'œuf présente de bonne heure un contour des plus nets ; pourtant, d'après M. Kennel (*1885*, 115), il n'acquiert une membrane vitelline qu'après la fécondation. Le développement de la membrane est plus précoce chez les *Eoperipatus* dont les œufs, comme on sait, présentent de grandes dimensions et une forte quantité de jaune ; l'œuf mûr de l'*Eoperipatus Weldoni*, dit M. Evans (*1901*^b^, 43) « possède un revêtement assez épais, probablement une membrane vitelline », que j'ai pu observer d'ailleurs bien avant la maturité complète. Dans les *Eoperipatus*, la membrane vitelline est extensible et persiste durant une grande partie du développement (Voy. la figure 4 de M. Evans, qui représente un embryon fort avancé replié sous la membrane) sinon jusqu'à la naissance ; dans les *Peripatus*, au contraire, M. Kennel l'a vue disparaître dès le stade à trente-deux cellules (*1885*, 15).

Malgré le faible volume de ses œufs, le *Paraperipatus Novæ-Britanniæ* a une membrane vitelline quelque temps persistante (Willey, *1898*, 36, 37) ; peut-être cette membrane persiste-t-elle également dans l'*Opisthopatus cinctipes* qui a des œufs de même taille ; en tous cas, je n'ai pu la suivre (*1902*, 716) au delà du stade C (très primitif) dans les embryons d'*O. Blainvillei*. J'ajoute que dans le *Paraperipatus Novæ-Britanniæ*, M. Willey n'a pu retrouver la membrane après le stade X, qui est d'ailleurs beaucoup plus avancé.

Les membranes ovulaires semblent plus complexes et plus difficiles à interpréter dans les *Peripatopsis*, les *Peripatoides* et les *Ooperipatus*. Autour de l'œuf ovarien du *Peripatopsis capensis*, M. Moseley (*1874*, 767) signale un mince revêtement qu'il qualifie de membrane vitelline et autour des œufs utérins de la même espèce une enveloppe pellucide qui persiste au moins pendant une partie du développement embryonnaire (772 et pl. 75, fig. 1) ; il ne dit pas si cette enveloppe est surajoutée à la membrane vitelline. Dans les œufs ovariens de la même espèce et du *P. Balfouri*, Mlle Sheldon décrit une coquille (Shell) d'abord très mince et qui devient de plus en plus épaisse. Cette enveloppe, comme j'ai pu m'en convaincre, se retrouve autour des œufs de tous les *Peripatopsis* ; M. Sedgwick (*1885*, 454) a trouvé qu'elle persiste jusqu'à la fin du développement, dans le *P. capensis* et dans le *P. Balfouri*, tandis que je ne l'ai nullement aperçue autour des embryons avancés, d'ailleurs très gros, des *Peripatopsis* primitifs (*P. Sedgwicki*, *P. Moseleyi*). M. Sedgwick n'en fixe pas la nature et se demande si elle est une membrane vitelline ou une production folliculaire.

Autour des œufs des *Peripatoides* se trouve une enveloppe épaisse et élastique, persistante jusqu'à la fin du développement, comme l'a montré M. Steel (*1896*, 102) dans le *P. orientalis*, mais d'une origine assez complexe. Étudiant les œufs ovariens du *P. Novæ-Zealandiæ*, M. Hutton (*1876*, 367) signale une membrane vitelline, et ajoute qu'une « forte enveloppe hyaline ou chorion se forme autour de l'œuf » quand il passe dans les oviductes. Mlle Sheldon (*1900*, 13, 16) semble être du même avis, car elle observe une *mince* coquille (Shell) hyaline autour des œufs ovariens de la même espèce et une épaisse coquille autour des

œufs utérins ; toutefois cette similitude entre les deux auteurs me paraît beaucoup plus apparente que réelle ; en effet, dans un autre travail, Mlle Sheldon (*1888*, 207 et fig. 2) décrit et figure autour de l'œuf utérin du *P. Novæ-Zealandiæ* une *coquille* ou *chorion* épais et transparent, et une mince *membrane vitelline* sous-jacente qui fait corps avec le protoplasma. Évidemment la coquille des œufs ovariens ne saurait être confondue avec cette membrane ; elle n'est rien autre chose qu'un chorion encore peu épaissi, car les œufs ovariens observés par Mlle Sheldon ne dépassaient pas 500 à 600 μ et l'on sait que leur diamètre peut atteindre un millimètre. Du reste, M. Moseley (*1877*, 90) a observé des œufs ovariens de cette taille, et il les dit recouverts d'une membrane résistante (tough) et élastique qui représente à n'en pas douter la coquille ou chorion de Mlle Sheldon. De son côté M. Hutton (*1876*) figure un œuf ovarien (fig. 9) où le protoplasma contracté n'est nullement en contact avec son enveloppe et où cette dernière ressemble bien plus à une coquille (au sens que Mlle Sheldon attribue à ce mot) qu'à une membrane vitelline.

M. Willey (*1898*, 36) se rallie à l'opinion de Mlle Sheldon ; il attribue une membrane vitelline et un chorion aux *Peripatoides*, voire aux *Peripatopsis*, et se demande même si l'enveloppe ovulaire du *Paraperipatus Novæ-Britanniæ*, correspond à la membrane vitelline ou au chorion des deux genres précédents. « Il est possible, dit-il, que des recherches spéciales conduisent à la découverte d'une fine pellicule vitelline au-dessous de cette membrane, soit dans les œufs non segmentés, soit même durant les premiers stades de la segmentation. »

Dans son beau travail sur les *Ooperipatus*, M. Dendy expose une manière de voir différente. « L'œuf ovarien (de ces Onychophores), dit-il (*1902*, 378), est entouré d'une membrane vitelline distincte, translucide, sans structure apparente, qui atteint seulement une épaisseur modérée et persiste à l'intérieur du chorion ou coquille ovulaire durant un temps très long, probablement même pendant le développement tout entier, car je l'ai aperçue autour de l'embryon dans un œuf qui avait été pondu huit mois et demi auparavant pour le moins. Je pense que cette membrane vitelline est l'homologue de la même membrane qui enveloppe seule l'embryon du *Peripatus Leuckartii* (*Peripatoides orientalis*) et dont Steel a

montré la persistance jusqu'au moment de la parturition. Willey considère cette membrane dans l'espèce du New South Wales (le *P. orientalis*) comme un chorion et non comme une membrane vitelline, mais je ne trouve aucune raison pour me rallier à cette vue. La « coquille » décrite par Mlle Sheldon (*1900*), dans les œufs ovariens de *P. Novæ-Zealandiæ*, *P. Balfouri* et *P. capensis*, est aussi probablement une membrane vitelline, mais la coquille que le même auteur (Sheldon, *1888*[a]) décrit en dehors de la membrane vitelline dans l'œuf utérin du *P. Novæ-Zealandiæ* est sans doute correctement regardée comme un chorion.

« Dans *Ooperipatus oviparus* et *O. viridimaculatus* le chorion est très fortement développé et a une structure complexe. Il se forme pendant que l'œuf passe dans les oviductes, évidemment en partie, sinon totalement, par une sécrétion des parois de ces derniers et doit être homologué, je pense,... au chorion de l'œuf utérin du *P. Novæ-Zealandiæ*. »

Avant de discuter ce passage, je crois utile de résumer la description que donne M. Dendy du chorion de l'*Ooperipatus oviparus*. Au premier stade, le chorion de l'œuf utérin, dans cette espèce, atteint 20 μ d'épaisseur (379, fig. 18) ; il présente de fines stries radiales, qui représentent peut-être des canalicules, et des aires claires à contours arrondis qui correspondent à des parties moins épaisses (fig. 6). Ces aires sont très régulièrement disposées ; « il est possible, dit l'auteur, qu'elles indiquent la position d'une cellule épithéliale dérivée, soit des follicules ovariens, soit des parois de l'oviducte ». Au stade suivant, des protubérances arrondies occupent la place des aires minces ; ces protubérances chitinoïdes se sont formées après coup en dehors du chorion précédent qui a conservé ses stries radiales, elles sont d'ailleurs claires et sans structure, mais on voit en leur milieu (fig. 7) un groupe de granules très réfringents (380, fig. 20-22). Le troisième stade fut observé dans des œufs pondus ; la couche interne à stries radiales s'est régulièrement épaissie (fig. 25, 26), la couche externe s'étend plus ou moins en dehors des protubérances qui varient de hauteur suivant les œufs (fig. 8). Cette dernière est claire et transparente, les granules de ses saillies ont disparu. Celles-ci, après la

Fig. 6.

Ooperipatus oviparus : coupe optique à travers le chorion d'un œuf immaturé. (D'après Dendy.)

ponte et probablement sous l'influence de la dessiccation, se rident quelque peu, ce qui donne naissance à des sculptures très caractéristiques (fig. 23 et 24) que l'auteur avait depuis longtemps décrites (*1891*). « Le chorion complètement formé est une membrane résistante et flexible, dont l'épaisseur variable peut atteindre 4 millimètres (abstraction faite des protubérances). Récemment pondu, il a une pâle couleur jaune, mais dans des exemplaires conservés, il peut devenir bien plus foncé, et les œufs pondus brunissent beaucoup avec le temps. » L'auteur a fait des observations très analogues sur le deuxième et le troisième stade des œufs de l'*Ooperipatus viridimaculatus* ; toutefois la striation radiale y est moins apparente (*1902*, 381).

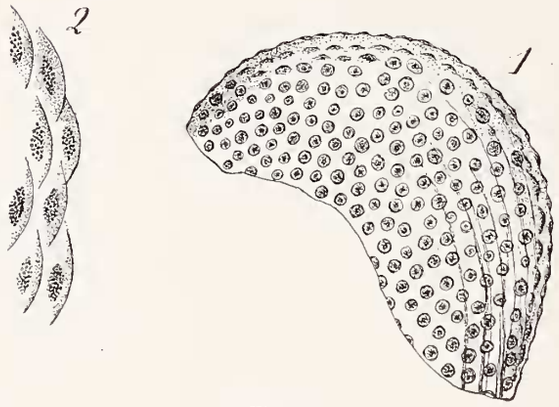


Fig. 7.

Ooperipatus oviparus : portion de chorion d'un œuf pris dans l'oviducte et tenu longtemps dans l'alcool; la figure 2 montre plus grossies, en vue perspective, les saillies à granulation de la surface. (D'après Dendy.)

Il n'est pas facile de trancher le différend qui sépare les auteurs au

Fig. 8.

Ooperipatus oviparus : n° 1, surface du chorion, avec ses sculptures, d'un œuf pondu; n° 2, surface du chorion dans un autre œuf pondu; n° 3, coupe optique du précédent chorion. (D'après Dendy.)

sujet des membranes ovulaires des Onychophores, mais on peut affirmer sans crainte que le terme de *chorion* s'y trouve souvent fort mal employé. Pour éviter toute équivoque il est sage de se conformer à la nomenclature

embryologique courante, et, avec MM. Korschelt et Heider (*1902*, 271-282), d'appeler *membrane vitelline* le protoplasme qui s'est différencié en enveloppe à la périphérie de l'œuf, *chorion* le revêtement sécrété par les follicules, et *membrane tertiaire* ou *coque* celui qui provient de la cavité ovarienne et des oviductes. Avant d'utiliser ces définitions, je tiens à faire observer que l'enveloppe dure, jaunâtre et élastique, que les divers auteurs ont signalée autour de l'œuf des *Peripatoides*, commence à se former dans le follicule et achève de s'épaissir après avoir quitté celui-ci, c'est-à-dire durant son passage dans la cavité ovarienne et son séjour dans les oviductes. Il suffit de comparer des œufs à divers stades pour être convaincu. Pourtant cette interprétation ne découle pas, avec une pleine évidence, des recherches de Mlle Sheldon ; cet auteur, il est vrai, observe que les œufs ovariens du *P. Novæ-Zealandiæ* ont une coquille (Shell) mince et les œufs utérins une coquille (Shell) épaisse, mais les plus gros œufs ovariens décrits dans son mémoire avaient à peine la moitié de leur taille définitive (500 à 600 μ au lieu d'un millimètre) et l'observation prouve que l'enveloppe ovulaire gagne beaucoup en épaisseur durant les derniers stades évolutifs ; du reste, comme on l'a vu précédemment, Mlle Sheldon a eu bien soin de faire une distinction entre la membrane vitelline et la coquille (Shell) et, d'autre part, on sait que M. Moseley a décrit autour de l'œuf ovarien mûr une enveloppe résistante et élastique. Il est probable que M. Hutton n'a pas suivi le développement des enveloppes ovulaires aux divers stades ; après examen de son mémoire, on acquiert la conviction que ce qu'il appelle membrane vitelline correspond à la coquille décrite par Mlle Sheldon, et ce qu'il appelle chorion de l'œuf utérin, à cette coquille épaissie.

A ce point de vue, je suis complètement d'accord avec M. Dendy, mais je crois que cet auteur n'est pas dans le vrai quand il considère l'enveloppe du *Peripatoides orientalis* comme une membrane vitelline. En fait, cette enveloppe ne diffère en rien de celle du *P. Novæ-Zealandiæ*, elle est seulement un peu moins épaisse. Ce qui a induit en erreur M. Dendy, c'est l'examen qu'il a fait d'œufs ovariens très peu avancés : l'œuf ovarien de cette espèce, dit-il (*1902*, 382), est « relativement petit et peu riche en jaune, le plus volumineux... mesurant environ 0,37^mm^ dans son plus grand

diamètre ». Or, les œufs ovariens mûrs du *P. orientalis* sont bourrés de jaune, ils peuvent atteindre 1 millimètre de diamètre (Voy. p. 11), et leur enveloppe ne diffère pas de celle des autres *Peripatoides* ; aussi n'est-il pas étonnant qu'aux jeunes stades étudiés par M. Dendy cette enveloppe ait paru très mince et fort semblable à une membrane vitelline. Abstraction faite de l'épaisseur et des ornements, M. Dendy assimile lui-même l'enveloppe résistante des *Ooperipatus* à celle du *P. Novæ-Zealandiæ*, il convient simplement d'étendre cette assimilation à tous les *Peripatoides*, sans en excepter le *P. orientalis*. Je crois qu'il faut l'étendre également aux *Eoperipatus*, dont les œufs ressemblent si fort à ceux des *Peripatoides* et, à cause de l'identité du développement établie par Mlle Sheldon, aux espèces très évoluées, et peut-être à toutes les espèces, du genre *Peripatopsis*.

Quelle est maintenant la signification de cette enveloppe? comme elle s'épaissit dans l'oviducte, surtout chez les *Ooperipatus*, elle présente les traits distinctifs d'une membrane tertiaire ou coque, mais comme elle s'élabore primitivement dans le follicule, elle ne mérite pas complètement ce nom. La difficulté, c'est de savoir si, au début, elle est une sécrétion folliculaire ou une différenciation externe de l'oocyte ; malheureusement, aucune observation directe ne peut nous fixer sur ce point. Bien plus, on a vu que Mlle Sheldon signale autour de l'œuf utérin du *Peripatoides Novæ Zealandiæ* une membrane vitelline adhérente et l'enveloppe solide (Shell) qui fait l'objet de cette discussion ; ne pourrait-il pas se faire que la partie interne de cette enveloppe solide fût le résultat d'une simple différenciation externe de la membrane vitelline totale qui, dans ce cas, subirait une évolution analogue à celle que l'on observe chez les Vertébrés?

La question est trop délicate pour nécessiter autre chose qu'une solution provisoire. Toutefois, étant donné que les œufs à follicule présentent généralement un chorion, il est sage d'admettre que les œufs utérins des *Peripatoides* sont entourés : 1° d'une membrane *vitelline* adhérente ; 2° d'un *chorion-coque* qui commence à s'élaborer dans le follicule et s'achève dans les oviductes. On voit le chorion-coque gagner en épaisseur à mesure que l'œuf augmente de volume, et chez les *Ooperipatus* se couvrir même d'ornements en saillie ; il s'atténue au contraire et finalement disparaît dans les œufs de plus en plus petits.

Encore bien développé chez les *Eoperipatus*, il est réduit mais fort net chez les *Peripatopsis*, on le retrouve encore dans les *Paraperipatus* et les *Opisthopatus*, mais il ne semble plus exister dans les *Peripatus*. Chez ces derniers, d'après M. Kennel, la membrane vitelline existe seule et n'apparaît que fort tard autour de l'œuf utérin.

6° *Variations dans la durée de l'évolution de l'œuf.* — La durée de l'évolution des œufs paraît fort lente chez les Onychophores, autant qu'on en peut juger, du moins, par les rares observations auxquelles les zoologistes se sont livrés dans cette voie.

D'après Mlle Sheldon, cette évolution durerait un peu moins d'une année dans le *Peripatoides Novæ-Zealandiæ* (*1899*, 292, et *1900*, 14), où les œufs ovariens se détachent au mois de décembre, ce qui laisse l'épithélium libre pour le développement de nouveaux œufs; toutefois ces derniers ne paraissent pas se former de suite, car les œufs ovariens, au mois d'avril, ne sont pas encore différenciés à l'état de cellules distinctes. Du reste, Mlle Sheldon se garde d'être affirmative et cite même des exceptions à la règle qu'elle a établie; ainsi, dans un envoi qui lui parvint en avril, elle a trouvé des œufs non segmentés ou en segmentation, à côté d'embryons à divers stades. J'ajoute que les observations de M. Sedgwick (*1888*^b^, 462) concordent assez bien avec celles de Mlle Sheldon, mais qu'elles sont contredites par M. Hutton (*1866*, 362) et par M. Moseley (*1877*, 89) qui ont vu l'espèce se reproduire durant toute l'année. Les observations de M. Moseley et de M. Hutton présentent plus de valeur que celles de Mlle Sheldon et de M. Sedgwick, parce qu'elles furent faites au lieu d'origine et non sur des animaux importés (1); mais s'il y a lieu de penser que l'époque de la parturition n'est pas aussi étroitement limitée que le pensent les deux derniers auteurs, on doit croire que l'évolution des œufs a été rigoureusement suivie par Mlle Sheldon et que cette évolution dure à peu près une année.

M. Fletcher (*1895*, 192, 193) a fait des observations beaucoup plus précises sur le *Peripatoides orientalis*. D'après cet auteur, la période de parturition peut s'étendre depuis le mois d'août jusqu'à la première

(1) M. Sedgwik et Mlle Sheldon firent leurs observations en Angleterre, sur des animaux qui leur parvinrent à l'état vivant, mais sans doute quelque peu fatigués.

quinzaine de mai, c'est-à-dire pendant les trois quarts de l'année ; quant aux œufs, ils passent normalement dans les utérus depuis le mois d'avril jusqu'au mois d'octobre ; d'ailleurs, à ces deux dates extrêmes, on trouve encore dans l'ovaire des oocytes mûres, de sorte que la descente ovulaire peut s'étendre de la fin de février à la fin de novembre. D'après ces données, on doit croire que l'évolution des œufs dure moins de neuf mois. Il est d'ailleurs fort probable que chez le jeune qui marche vers la maturité, cette évolution est notablement plus longue. M. Steel (*1896*, 99-102) a montré, en effet, que les jeunes *P. orientalis*, au moment de leur naissance, ne dépassent pas 5 millimètres, qu'ils croissent d'environ 1 millimètre par mois et que les femelles ne doivent pas atteindre la maturité avant deux ans ; or, j'ai fait la dissection d'une jeune femelle qui mesurait 10 millimètres de longueur, et j'y ai trouvé des œufs ovariens nombreux, dont plusieurs atteignaient déjà un diamètre de 70 μ.

Chez les *Eoperipatus*, les phénomènes qui caractérisent la maturation sexuelle paraissent absolument semblables ; seulement, comme les jeunes de ces formes, à leur naissance, sont beaucoup plus avancés que ceux des *Peripatoides* (leur taille peut atteindre en effet 27 millimètres), l'évolution des œufs se manifeste plus nettement encore durant la période embryonnaire. D'après M. Evans (*1901*[c], 65, 66, fig. 15-17), les noyaux ovulaires commencent à se différencier au stade très primitif où l'embryon, muni seulement de simples lobes appendiculaires, ne dépasse pas $1^{mm},4$; au stade où les appendices sont tous annelés et où l'embryon mesure plus de 3 millimètres, les cellules ovulaires ne sont pas encore différenciées, mais leurs noyaux sont déjà plus volumineux ; elles sont par contre fort nettes, entourées par une membrane, et atteignent sensiblement $\frac{80\ \mu}{65\ \mu}$ chez des embryons (fig. 17) dont la taille varie entre 7 et 17 millimètres. Dans un embryon d'*E. Weldoni*, qui mesurait 21 millimètres, j'ai observé une grappe ovarienne des plus nettes où certains œufs ovariens atteignaient déjà 100 μ ; d'ailleurs les réceptacles séminaux et les conduits utérins de cet embryon ne présentaient pas, tant s'en faut, leurs caractères définitifs.

Abstraction faite du volume des œufs, les *Peripatus* ne paraissent pas,

au point de vue qui nous occupe, différer beaucoup des *Eoperipatus*. Les noyaux ovulaires, en effet, s'y différencient bien avant la naissance, mais ils frappent moins parce qu'ils sont petits et ne forment jamais le centre d'une cellule volumineuse ; M. Kennel a décrit et figuré leur évolution progressive à divers stades embryonnaires dans le *P. trinidadensis* (*1888*, 63 et 64, fig. 54 et 55). D'ailleurs j'ai pu me convaincre, par des observations sur de nombreuses espèces : 1° que les embryons femelles sur le point de naître sont fort loin d'avoir atteint la maturité sexuelle ; 2° que cette maturité s'acquiert peu à peu dans les jeunes et qu'elle ne commence pas à se manifester avant l'époque où les jeunes femelles atteignent la taille des mâles de moyenne taille, parfois même encore plus tard. Dans la petite collection de *P. Eiseni* que M. Wheeler a bien voulu m'offrir, je trouve que la taille des mâles varie entre $\frac{19^{mm}}{2^{mm}}$ et $\frac{16^{mm}}{2^{mm}}$; or, dans cette collection, une femelle de $\frac{25^{mm}}{3^{mm}}$ est manifestement immature, tandis qu'une autre de $\frac{19^{mm}}{4^{mm},25}$ ne renferme que des embryons très peu avancés (au stade spiral), d'ailleurs fort éloignés du vagin. D'après M. Wheeler, les adultes (femelles) de cette espèce ont de 40 à 57 millimètres de longueur. Le *P. Biolleyi* Bouv. a des mâles plus forts, dont la taille varie entre 26 et 29 millimètres ; or je constate que, dans cette espèce, une femelle de $\frac{36^{mm}}{4^{mm},33}$ se trouve exactement au même état que la jeune femelle mûre de *P. Eiseni*, dont j'ai parlé plus haut. Dans le *P. nicaraguensis*, var. *isthmicola* Bouv., je trouve une jeune femelle identiquement au même point, mais elle n'est pas plus grande que le mâle $\left(\frac{20^{mm}}{2^{mm},5}\right)$ et dépasse à peine les embryons mûrs de la même espèce ; j'observe des faits très analogues dans le *P. Edwardsi*. Faut-il attribuer à ces différences une valeur spécifique ou les considérer comme le résultat d'une avance ou d'un retard dans l'accouplement ? En tous cas, on peut déduire de toutes ces observations que la protandrie est un caractère des *Peripatus* et probablement de tous les Onychophores.

Les femelles des *Peripatus* renferment des embryons à tous les stades, aussi la parturition doit-elle s'y produire à intervalles, pendant toute l'année sans doute, chaque fois qu'un embryon est arrivé à l'état de développement complet. Il résulte de là que les œufs doivent descendre isolément dans les utérus et que la durée de leur évolution doit égaler, à très peu près, celle du développement de l'embryon. La valeur de cette durée nous est totalement inconnue, et on ne pourra la connaître que par des observations longues et patientes sur l'animal vivant.

Les observations précédentes s'appliquent, sans restriction aucune, à l'*Opisthopatus cinctipes* (Voy. Purcell, *1901*, 82) et à l'*O. Blainvillei*, mais, pour cette dernière espèce, avec un correctif. J'ai observé, en effet (*1902*[c], 682), que les embryons de l'*O. Blainvillei* sont à des stades fort éloignés les uns des autres, mais réunis par groupes de même âge, ce qui nécessite la descente par groupes des œufs ovariens dans les utérus. M. Kennel (*1885*, 103) suppose qu'un phénomène analogue se produit chez les *Peripatus caraibes*, mais étant donnée la variation très progressive des stades qu'on observe dans le développement embryonnaire de ces formes, on doit croire que l'analogie, si elle existe, est pour le moins très éloignée. Une jeune femelle d'*O. Blainvillei*, observée peu après sa naissance, était fort loin de la maturité sexuelle. D'après les observations de M. Willey (*1898*[c], 38) le *Paraperipatus Novæ-Britanniæ* ne se distingue pas de l'*O. cinctipes* au point de vue de la parturition et, par suite, de la descente des œufs.

Tout autres sont les caractères des *Peripatopsis*. Dans ces Onychophores, les embryons d'une même femelle sont à des stades fort rapprochés et arrivent à maturité presque en même temps, de sorte que les œufs descendent dans les utérus à une époque déterminée et subissent leur évolution intra-ovarienne durant une période fixe et très précise. D'après les observations de M. Sedgwick (*1885*, 450 ; *1888*[b], 450) et de Mlle Sheldon (*1890*, 2-10), les œufs du *P. capensis* passent dans les utérus environ un mois avant la naissance des jeunes, c'est-à-dire au cours du mois d'avril. Il en est de même dans le *P. Balfouri* ; pourtant, il doit exister des individus où la descente s'effectue plus tôt, car j'ai vu des embryons bien métamérisés dans une femelle recueillie en mai,

c'est-à-dire à une époque où les embryons de l'espèce sont normalement au stade très primitif du blastopore. Par contre, j'ai trouvé des embryons à ce dernier stade (celui du blastopore), dans une femelle de *P. leonina* capturée en septembre, d'où je conclus que les œufs de cet exemplaire avaient dû se détacher des ovaires au courant du mois d'août.

Plus tardive encore, est la descente des œufs dans le *P. Sedgwicki*. Quatre femelles de cette espèce, capturées le 5 janvier, étaient au terme de la parturition et présentaient dans leur utérus, non loin des ovaires, quelques œufs récemment descendus ou des embryons fort peu avancés ; d'autre part, M. Purcell (*1899*, 347) a trouvé des « embryons très avancés et évidemment sur le point de naître » dans une femelle sacrifiée vers la fin de mars. Faut-il croire que les embryons de cette sorte peuvent rester dans l'utérus jusqu'à la fin de l'année ou que la descente des œufs, dans le *P. Sedgwicki*, se produit à des époques variables suivant les individus? Cette dernière hypothèse ne me paraît pas improbable, elle semble même justifiée par les observations que j'ai faites sur le *P. Moseleyi* : d'après M. Ward (*1897*) et M. Purcell (*1901*, 100-102) la parturition de cette dernière espèce s'effectue normalement au mois d'avril ; or, dans une femelle capturée au mois de novembre, les embryons étaient au stade vésiculaire le plus primitif, tandis que dans une autre recueillie en mai, les embryons encore jeunes, mais complètement métamérisés, mesuraient 4 à 5 millimètres. Le *P. Sedgwicki* et le *P. Moseleyi* sont, à tous égards, les formes les plus primitives du genre *Peripatopsis* ; en raison de ce fait, la période de parturition n'y serait-elle pas encore fixée ? La question mérite à coup sûr d'être soumise à l'étude.

Quoi qu'il en soit, les *Peripatopsis* ressemblent aux *Peripatus* par la manière dont s'y effectue la maturité sexuelle. M. Sedgwick (*1888*, 390, fig. 12) a montré que les œufs ovariens du *P. capensis* sont déjà gros et bien différenciés avant la naissance, et d'autre part, j'ai constaté qu'une petite femelle de *P. Sedgwicki*, notablement plus grosse que les jeunes au moment de leur naissance, était loin d'avoir acquis la maturité sexuelle.

Destinée des œufs après leur sortie du follicule.

Origine du jaune.

Avant de tirer les conclusions de cette longue étude, nous devons examiner et discuter les opinions que divers auteurs ont émises relativement à l'origine du jaune qu'on trouve dans l'œuf de certains Onychophores. Comme le dit justement M. Willey, l'origine du jaune dans l'œuf des animaux a largement prêté aux controverses et l'on trouve rarement deux embryologistes en complet accord sur ce point. Dans la classe qui nous occupe, deux manières de voir diamétralement opposées sont en présence et trouvent l'une et l'autre de chaleureux défenseurs : la première a eu pour premier protagoniste M. Sedgwick (*1886*[a], 176) qui considère les œufs riches en jaune comme primitifs et les autres comme dérivés des premiers par la disparition progressive de leur réserve ; la seconde fut émise d'abord par M. Kennel (*1885*, 108) qui regarde les œufs petits et alécithes comme primitifs, et les œufs plus ou moins riches en réserve comme issus des premiers par acquisition du jaune.

I. — L'opinion de M. Sedgwick a eu pour point de départ les recherches de cet auteur sur le *Peripatopsis capensis* et le *P. Balfouri*, où les œufs présentent peu de jaune, encore qu'ils soient assez gros (400 à 600 μ) et remplis d'un protoplasma spongieux ; le savant zoologiste interprète ce double caractère en disant que les *Peripatopsis* dérivent des *Peripatoides* et que les aréoles protoplasmiques de leurs œufs occupent la place du jaune qui a disparu.

Mlle Sheldon (*1890*, 25) adopte purement et simplement cette opinion qui semble ne pas lui paraître discutable ; on en peut dire autant de M. Sclater (*1888*, 357-358) qui la paraphrase en observant que le réseau protoplasmique du *P. capensis* « montre avec évidence que l'œuf, dans ce cas, a récemment perdu de son jaune », et que cette réserve a totalement disparu chez les *Peripatus* américains où l'œuf microscopique ne renferme plus qu'un protoplasma homogène. MM. Korschelt et Heider (*1892*, 678) ont apporté à cette opinion l'appui de leur autorité ; pour eux, « il est vraisemblable que Peripatus, comme les

Arthropodes terrestres en général, présentait autrefois des œufs riches en jaune et qu'il les pondait » ; la ponte anormale d'œufs immatures et les enveloppes ovulaires relativement épaisses du *Peripatoides Novæ-Zealandiæ* rappelleraient cet état primitif, auquel a fait suite la disparition progressive du jaune, corrélative du développement des œufs à l'intérieur de l'utérus, c'est-à-dire de la viviparité. « A un œuf qui se développe dans l'utérus, disent-ils, une accumulation de réserves nutritives est inutile », aussi ne peut-on considérer l'espèce néo-zélandaise comme appartenant à une série où le jaune ovulaire va en s'accroissant ; tandis que le *P. capensis*, avec ses œufs dont la structure est spongieuse « comme s'ils étaient traversés par une masse vitelline fluide », représente un stade plus avancé dans la régression du jaune, régression qui atteint son terme et devient complète chez les *Peripatus*.

Plus récemment, M. Dendy (*1902*, 390-392) et M. Richard Evans (*1901*[c], 521-525) ont soutenu la même cause, en insistant l'un et l'autre, comme tous les auteurs précédents d'ailleurs, sur la structure protoplasmique réticulaire des œufs dans le *Peripatopsis capensis*. « A coup sûr, observe M. Dendy, on peut difficilement considérer comme probable que le protoplasme ait acquis par anticipation, c'est-à-dire avant la formation du jaune, une structure vésiculaire ; pour nous justifier si nous acceptions cette vue, nous serions tenus d'établir que cette structure vésiculaire présente quelque avantage spécial en dehors de la formation du jaune. » M. Richard Evans est plus expressif encore ; pour lui, admettre que l'œuf du *P. capensis*, avec son protoplasma spongieux et ses dimensions relativement fortes, appartient à une série évolutive où la taille et les réserves de l'œuf vont en progressant, c'est admettre « ce qui peut être considéré en phylogénie comme une adaptation prophétique, l'œuf se préparant lui-même, pour ainsi dire, à la réception du jaune qui s'y déposera dans un avenir peu éloigné » ; en d'autres termes c'est altérer « la succession des événements de telle manière que l'effet précède la cause », car « la cause de la grande dimension, dans tous les œufs, semble bien être la présence du jaune sous une forme ou sous une autre ». M. Evans reprend en outre les arguments de MM. Korschelt et Heider sur l'inutilité du jaune chez les formes adaptées

à l'évolution intra-utérine. « Nous pouvons, dit-il, nous attendre à trouver le jaune en voie de disparition, comme dans le genre *Peripatopsis*, quand le développement utérin devient habituel; mais si nous nous demandons pourquoi le jaune se produirait après que l'évolution utérine est devenue le mode habituel de développement, nous sommes incapable de répondre, simplement parce que nous ne pouvons concevoir de quel avantage serait pour l'animal, dans la lutte pour la vie, l'adoption d'un tel processus. En fait, pour un œuf qui se développe à l'intérieur de la mère, où il est aisé d'obtenir les matériaux nutritifs nécessaires sous la forme de sécrétion des parois des oviductes et des utérus, il semble que ce soit un réel désavantage pour l'embryon de se mouvoir dans les utérus depuis l'ovaire, en charriant avec lui une énorme masse de jaune dont il n'a aucun besoin. » La conclusion de M. Richard Evans ne diffère pas de celle de M. Dendy : au point de vue de l'œuf, l'évolution des Onychophores est caractérisée par la réduction progressive du jaune et des dimensions de l'œuf; à partir des *Ooperipatus*, qui ont conservé la faculté primitive de pondre des œufs riches en jaune et volumineux, les termes successifs de la série sont représentés : 1° par les *Peripatoides* ; 2° par les *Eoperipatus* ; 3° par les *Paraperipatus* ; 4° par les *Peripatus* américains. Actuellement, ces derniers « semblent présenter le point culminant de ces modifications, car non seulement ils produisent des œufs sans jaune, mais leur mode de développement paraît très modifié ».

II. — L'autre conception a été exposée par M. Kennel, au début de son grand travail sur le développement des *Peripatus* américains (*1885*, 108-109) ; elle a pour point de départ essentiel une idée qui ne paraît guère contestable : l'origine aquatique de tous les animaux terrestres en général, et du groupe des Onychophores en particulier. « Le point de départ, dit M. Kennel, devrait être cherché dans une forme ancestrale qui toujours déposait directement dans l'eau des œufs dépourvus de vitellus nutritif, œufs d'où se développaient des larves nageuses qui se nourrissaient par elles-mêmes. Avec l'adaptation à la vie terrestre et l'impossibilité, produite par des changements dans l'organisation (trachées, etc.), de déposer les œufs dans l'eau, les oviductes se transformèrent

en organes incubateurs, comme nous l'observons chez beaucoup d'animaux, même très élevés (je me contente de citer, comme exemple frappant, *Salamandra atra*). De cette forme initiale se détachèrent deux séries évolutives différentes : l'une où les larves, devenues embryons, s'alimentèrent de la sécrétion utérine, perdirent progressivement les organes nécessaires à la vie libre (*P. capensis*) et finalement subirent leur évolution tout entière dans l'œuf, grâce à des provisions de jaune réunies dans ce dernier (*P. Novæ-Zealandiæ*) ; l'autre où les jeunes larves se fixaient à la muqueuse utérine par des organes nourriciers de formation nouvelle, ou peut-être même par la simple transformation d'organes larvaires préexistants (Péripates américains). La première série conduirait naturellement à des formes ovipares (inconnues encore à l'époque où écrivait M. Kennel), la seconde à des espèces qui resteraient fixées jusqu'à la naissance aux parois utérines et qui seraient aux Péripates américains jusqu'ici connus ce que les Mammifères monodelphes sont aux Mammifères marsupiaux. »

Étant donnée l'époque où il exposait les vues précédentes, M. Kennel ne pouvait arriver à une conception plus juste ; depuis lors, d'importantes découvertes ont modifié cette conception dans les détails, mais sans l'altérer dans son principe essentiel qui place à l'origine du groupe une forme adaptée à la vie terrestre, devenue vivipare à la suite de cette adaptation et productrice de très petits œufs alécithes. Envisagée à ce point de vue général, cette conception a été favorablement accueillie par M. Willey (*1898*[c], 33-34), et aussi, semble-t-il, par M. Purcell (*1901*, 96) ; de mon côté, à plusieurs reprises, j'ai très nettement montré qu'elle me paraissait la plus logique. En ce qui concerne les œufs à protoplasma vacuolaire du *Peripatopsis capensis*, M. Willey garde la réserve et se contente d'observer que les deux opinions contradictoires émises à ce sujet « pourraient être soutenues avec une égale force » ; par contre, il prend nettement parti pour la conception de Kennel en tant qu'elle s'applique à l'évolution générale des œufs dans le groupe. Et il apporte à l'appui de ses vues des idées et des observations nouvelles. « L'acquisition du jaune, dit-il, est un phénomène que l'on constate dans beaucoup de groupes zoologiques ; la perte du jaune, dans chaque

cas en particulier, reste toujours une supposition ou hypothèse. — Or, ajoute-t-il, si l'on ne peut se prononcer actuellement sur le cas du *P. capensis*, la même difficulté n'existe pas quand il s'agit des œufs sans vitellus du *Paraperipatus Novæ-Britanniæ* et des *Peripatus* américains, parce qu'il n'y a aucune raison de supposer que, dans ces cas, il y a eu perte secondaire du jaune. » Bien plus, dans la première de ces espèces, on voit manifestement des réserves de jaune, fournies par l'organisme maternel, s'amasser pour l'évolution intra-utérine, seulement ces réserves, au lieu de se déposer dans l'œuf, s'accumulent dans l'endoderme embryonnaire, sous forme de granules éosinophiles, ce qui n'enlève rien d'ailleurs à leur signification.

III. — En somme, les arguments apportés en faveur de l'hypothèse de M. Sedgwick et contre les vues de M. Kennel sont assez nombreux, mais celui qu'a indiqué M. Sedgwick reste toujours, et de beaucoup, le plus important. Comment expliquer, sinon par la perte secondaire d'un jaune antérieurement préexistant, les dimensions relativement considérables et la structure protoplasmique spongieuse des œufs presque alécithes du *Peripatopsis capensis* et du *P. Balfouri*? L'argument pourrait au premier abord sembler péremptoire ; tandis qu'il ne résiste pas à un examen sérieux. Et d'abord, la structure spongieuse du protoplasme ne caractérise nullement les espèces qui nous occupent ; « le cytoplasme de l'œuf, observent justement MM. Korschelt et Heider (*1902*, 256), montre aussi primitivement une structure spongieuse ou alvéolaire, comme cela résulte particulièrement des recherches de Bütschli (1892) et de E.-B. Wilson (1899). » La particularité propre aux œufs des *Peripatopsis*, c'est l'agrandissement considérable que subissent ultérieurement les alvéoles du protoplasma spongieux, mais cet agrandissement ne précède pas le dépôt des granules du jaune comme semblent le croire M. Dendy et M. Evans, — d'après les recherches de Mlle Sheldon (*1890*, 5-6, et fig. 8, 9) il est postérieur à ce dépôt et ne se manifeste que fort tard, alors que l'œuf ovarien, peu de jours avant sa descente, augmente de volume avec rapidité. Si cet agrandissement des alvéoles protoplasmiques est un produit de l'hérédité, comme on l'admet dans la théorie de M. Sedgwick, il faut convenir qu'il semble bien

tardif ; je crois éloigner toute hypothèse et me conformer simplement à la réalité des faits en l'attribuant à la croissance rapide des œufs ovariens au moment de leur maturité. Et si l'on se demande, avec M. Dendy (*1902*, 391) de quelle utilité peut être cette croissance (et la structure largement vacuolaire qui en résulte), je répondrai qu'elle augmente la surface absorbante et par conséquent favorise le développement du jeune embryon. Ainsi, le liquide vacuolaire, quoique pauvre en jaune, joue indirectement un rôle incontestable. Dans son beau travail sur la phylogénie de l'amnios, M. Hubrecht prend comme point de départ cette donnée physiologique pour chercher l'origine des Mammifères monodelphes. « Supposons, dit-il, un Amphibien hypothétique qui se développe à l'intérieur des conduits génitaux maternels et chez lequel une grande quantité de liquide intercellulaire s'accumule au sein de la masse cellulaire hypoblastique, d'ailleurs relativement pauvre en jaune. L'extension consécutive de la paroi ventrale du corps aurait sans aucun doute une grande importance pour la nutrition de l'embryon... (1) » L'hypothèse de M. Hubrecht paraîtra plus que vraisemblable ; dans le groupe des Onychophores, elle se réalise en fait chez le *Paraperipatus Novæ Britanniæ* et chez le *Peripatopsis Sedgwicki* dont l'embryon présente un volumineux trophoblaste, voire dans le *Peripatopsis Moseleyi* où le trophoblaste est fonctionnellement remplacé par une surface dorsale largement étendue. En résumé, l'œuf du *Peripatopsis capensis* et du *P. Balfouri* ne paraît point dériver d'un œuf volumineux par disparition presque complète du jaune ; les fins granules vitellins qui s'y accumulent lentement, sa large structure aréolaire et son grand accroissement tardifs semblent indiquer au contraire qu'il provient d'un très petit œuf alécithe en voie de s'adapter plus parfaitement à l'évolution embryonnaire intra-utérine.

Faut-il croire, avec MM. Korschelt et Heider, ainsi qu'avec M. Evans, que la formation de jaune ovulaire est inutile ou nuisible à un être dont l'embryon se nourrit aux dépens de l'utérus ? Cela paraît pour le moins douteux, si l'on considère que les Scorpions et certains Sélaciens, malgré

(1) A. A. W. Hubrecht, Die Phylogenese der Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes *Verh. kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam* 2, Dl. IV, n° 5, p. 40, 1895).

leurs œufs énormes, bourrés de jaune, se développent totalement au sein de l'organisme maternel. On doit reconnaître d'ailleurs que la coexistence du jaune ovulaire et du développement intra-utérin s'expliquent très facilement dans l'hypothèse de M. Sedgwick, mais qu'il n'est pas moins facile d'en donner la raison avec l'hypothèse adverse. Dans cette hypothèse, en effet, la tendance de l'évolution chez les Onychophores aplacentaires est le remplacement de la viviparité par l'oviparité; au début de l'adaptation à la vie terrestre, les embryons, issus de très petits œufs alécithes, se développaient totalement au moyen de la sécrétion utérine, ils se sont libérés progressivement vis-à-vis de cette dernière à mesure que du jaune se développait dans l'œuf, et l'oviparité s'est produite le jour où cette quantité de jaune a pu suffire au développement tout entier. Chez les *Peripatoides* vivipares, cette évolution vers l'oviparité se manifeste par la ponte anormale, observée par M. Hutton (*1876*, 362), d'œufs utérins frappés d'ailleurs de stérilité. On peut expliquer de même la présence d'une coque assez épaisse autour des œufs où du jaune s'est accumulé; une enveloppe plus ou moins semblable existe toujours dans les œufs riches en vitellus nutritifs, où elle sert à maintenir les réserves; elle est particulièrement nécessaire chez les Onychophores, qui sont des animaux contractiles, dont les organes intérieurs ont à subir des compressions continuelles. C'est à la tendance vers l'oviparité, conséquence des réactions de l'organisme vis-à-vis du milieu extérieur, qu'est dû le développement du jaune et par conséquent de la coque, c'est à elle également qu'est dû l'épaississement de cette dernière, épaississement qui progresse avec l'accumulation du jaune et qui a fini par rendre possible la ponte des œufs.

Ainsi les arguments présentés en faveur de l'hypothèse de M. Sedgwick et contre les conceptions de M. Kennel se trouvent, en réalité, plutôt favorables à ces dernières; il me reste à citer trois ordres de faits qui militent en faveur de celles-ci et s'opposent à l'adoption de celle-là.

1° Dans leur *Traité d'embryologie*, MM. Korschelt et Heider observent que la taille des Onychophores naissant est en raison inverse de celle des œufs (*1892*, 676). Depuis l'époque où elle fut pour la première fois formulée, cette règle n'a pas cessé d'être exacte, seulement les

travaux de M. Richard Evans sur les *Eoperipatus* sont venus la mettre en présence d'une anomalie des plus curieuses. Avec leurs œufs de grande taille et riches en jaune, ces Onychophores sont aussi voisins que possible des *Peripatoides*; au contraire, par les puissantes dimensions de leurs jeunes ils s'éloignent totalement de ces derniers et ressemblent tout à fait aux *Peripatus*. Si l'on admet les lois de l'hérédité, cette anomalie paraîtra inexplicable dans l'hypothèse de M. Sedgwick, car comment croire que les *Eoperipatus* aient conservé, presque identiques, les œufs volumineux de leurs ancêtres et en même temps acquis les caractères propres au développement des formes américaines? Dans l'hypothèse de M. Kennel, au contraire, l'anomalie rentre dans la règle :

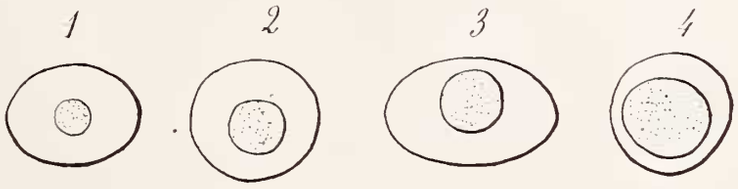


Fig. 9.

Œufs ovariens *à peu près* de même taille montrant les différences de volume du noyau : n° 1, œuf mûr de *Peripatus Ohausi*; n° 2, très jeune œuf d'un embryon d'*Ooperipatus Weldoni*; n° 3, jeune œuf de *Peripatopsis Balfouri*; n° 4, très jeune œuf de *Peripatoides orientalis*. (D'après nature, gr. 320.)

les *Eoperipatus* accumulent du jaune et évoluent de la sorte vers l'oviparité; en attendant que celle-ci se réalise, leur processus évolutif reste forcément identique à celui des ancêtres dont ils sont issus, c'est-à-dire caractérisé par la production de jeunes volumineux;

2° L'étude du noyau ovulaire n'est pas moins significative. On a vu précédemment que le noyau ne le cède en rien au protoplasma dans la production du jaune, que ses dimensions augmentent sans proportionnalité avec celles de l'œuf, qu'il présente de ce fait des caractères volumétriques très propres à caractériser certaines formes et que l'hérédité fait apparaître ces caractères de très bonne heure, souvent même avant que l'œuf soit différencié comme cellule indépendante. Ceci étant rappelé, qu'on se reporte au tableau comparatif de la page 20 : on y verra que le noyau ovulaire est toujours fort petit chez les *Peripatus*, que ses dimensions relatives augmentent très sensiblement chez les *Opisthopatus* et les

Peripatopsis, et qu'elles augmentent bien davantage encore chez les *Peripatoides*; de sorte que très approximativement, pour un œuf de même taille, on trouve que si l'on représente par 6 les dimensions du noyau chez les *Peripatus*, le noyau des *Opisthopatus* et des *Peripatopsis* sera représenté par 9, et celui des *Peripatoides* par 17. Or, quelle position occupent dans ce tableau les *Eoperipatus*? identiquement la même, ou à très peu près, que les *Peripatopsis* ; de sorte que ces Onychophores, dont l'œuf est presque aussi volumineux que celui des *Peripatoides*, ressemblent tout à fait, par leur noyau de médiocre taille, aux *Peripatopsis* qui ont des œufs beaucoup plus petits. Comment accorder ce fait curieux avec l'hypothèse de M. Sedgwick? Si les *Eoperipatus* dérivent de formes primitives plus ou moins analogues aux *Peripatoides*, ils doivent présenter un noyau ovulaire presque aussi puissant, puisqu'ils ont un œuf presque aussi volumineux. Avec l'hypothèse de M. Kennel, au contraire, tout s'enchaîne et s'explique naturellement : grâce à l'action simultanée du noyau, du protoplasma et sans doute aussi des follicules ovulaires, les *Eoperipatus* accumulent du jaune à l'intérieur de leur œuf et, par là même, évoluent vers l'oviparité ; ils sont à un stade phylogénétique où ne s'est pas encore héréditairement fixée, d'une manière complète, la réaction volumétrique du jaune sur le noyau et où ce dernier, par son volume très médiocre, rappelle assez manifestement les formes primitives, productrices de très petits œufs, d'où sont issus tous les Onychophores ;

3° Avec leurs réceptacles ovulaires assez bien développés, les *Eoperipatus* nous fournissent un autre argument, non moins décisif, en faveur de la même opinion. M. Evans (*1901*[c], 505) dit qu'il « n'y a aucune raison de supposer » que ces organes servent ici à recevoir les œufs, et de fait, ils n'en sauraient recevoir parce que leurs dimensions restent bien inférieures à celles d'un œuf ovarien à maturité. Mais alors, que peuvent-ils représenter, sinon des organes qui ont été fonctionnels chez des formes où les œufs étaient assez petits pour y trouver place, au moins en certain nombre? Prétendre que ces organes, au lieu de régresser, sont en voie d'évolution, c'est vraiment trop accorder à ce que M. Evans appelle fort à propos « l'adaptation prophétique » ; car comment croire que des réceptacles

inutiles à des formes qui ont de très gros œufs se développent en prévision de l'avenir lointain où ils pourront devenir fonctionnels, grâce à une réduction progressive dans le volume de l'œuf? Les *Peripatus* sont les seuls Onychophores qui présentent des réceptacles ovariens en même temps que des œufs très petits ; c'est évidemment de ces derniers, ou de formes très analogues, que les *Eoperipatus* tiennent leurs réceptacles non fonctionnels et d'ailleurs relativement réduits ; dans tous les autres genres, en effet, ces réservoirs font complètement défaut.

Les trois ordres de faits que je viens de passer en revue sont relatifs aux *Eoperipatus* ; ils permettent simplement d'établir que les gros œufs de ces Onychophores dérivent des œufs dépourvus de jaune, et fort petits, que produisaient les types primitifs de la classe, et que les *Peripatus* ont intégralement conservés.

Si l'hypothèse de Kennel s'applique aux deux genres précédents, c'est-à-dire à la famille des Péripatidés, elle ne convient pas moins à tous les autres Onychophores. Comme l'a dit justement M. Willey, il n'y a aucune raison pour croire que du jaune ait jamais existé dans les œufs des *Paraperipatus*, non plus, peut-on ajouter, que dans les œufs des *Opisthopatus*. Et comme la vésicule trophique embryonnaire des *Paraperipatus* se rencontre encore, bien développée ou en régression, dans les *Peripatopsis* à petits œufs (*P. Sedgwicki*, *P. Moseleyi*), il y a lieu de croire que, dans ce dernier genre, l'œuf augmente de volume et accumule peu à peu du jaune dans la mesure où la vésicule s'atrophie. Sur quoi s'appuyer d'ailleurs pour admettre que chez certains Onychophores le jaune ovulaire augmente, tandis que chez d'autres il disparaît ?

Conclusions.

Nous voici dès lors conduits à cette conclusion que l'œuf des Onychophores primitifs était microscopique, dépourvu de jaune, à peu près identique à celui des *Peripatus* et semblable de tous points à celui des ancêtres aquatiques du groupe. Avec M. Kennel, je ferai observer qu'un tel œuf est parfaitement propre à se développer dans l'eau, mais tout à fait inapte à évoluer sur le sol, de sorte que l'adaptation à la vie

terrestre doit avoir eu pour résultat immédiat (sans doute après des pontes fâcheuses en lieux humides) de transformer l'oviparité primitive en viviparité.

Ceci étant établi, nous n'avons plus qu'à suivre les métamorphoses éprouvées par l'œuf au cours de l'évolution du groupe.

On doit penser avec M. Kennel que, dans les oviductes transformés en utérus, l'œuf des Onychophores primitifs se développa d'abord de la même manière que dans l'eau, c'est-à-dire par *nutrition directe*, aux dépens de la sécrétion liquide des conduits sexuels. L'évolution continuant, le développement intra-utérin se produisit de toutes les manières possibles : 1° par *nutrition directe* comme dans les formes tout à fait primitives ; 2° par le moyen d'une *vésicule trophique* insérée sur la nuque de l'embryon ; 3° par l'intermédiaire d'un *placenta* fixé au même point et d'ailleurs étroitement rattaché aux parois utérines. Dans ce dernier cas, le liquide nutritif est puisé à même dans la paroi sécrétrice ; dans les deux autres, il se répand dans la cavité utérine pour y être absorbé soit par l'œuf, soit par toute la surface de l'embryon.

Dans son état primitif, le mode de *nutrition par voie directe* est le plus imparfait, parce que l'œuf très petit donne naissance à un embryon minuscule où les surfaces absorbantes sont, au début, extrêmement réduites. Aussi, ce mode de développement s'est-il modifié par accumulation de jaune ovulaire et il ne persiste plus, sous sa forme primordiale, que chez les *Opisthopatus*. Encore les deux espèces réunies dans ce genre présentent-elles des modifications ovulaires qui, pour être peu marquées, indiquent néanmoins un processus vers la formation du jaune : l'œuf de l'*O. Blainvillei*, en effet, atteint déjà $\frac{70\ \mu}{50\ \mu}$, mais reste néanmoins endogène, tandis que l'œuf de l'*O. cinctipes* devient exogène et mesure environ 110 μ. Il existe de telles ressemblances entre les *Peripatoides*, les *Ooperipatus* et les *Opisthopatus* qu'on doit considérer ces trois genres comme issus d'une souche commune [M. Evans (*1901*[c], 480) a même établi pour eux une sous-famille spéciale], mais les *Peripatoides* se sont rapidement séparés de cette souche et, accumulant du jaune ovulaire, ont finalement donné naissance aux *Ooperipatus*. Nous verrons plus loin que certains représentants de la

famille des Péripatidés (1), les *Eoperipatus*, ont subi la même évolution que les *Peripatoides*, mais sans arriver encore à l'oviparité.

Le mode de *nutrition par vésicule trophique* est supérieur au précédent, parce qu'il développe une surface absorbante plus grande, mais il a comme lui le désavantage de ne pas rattacher étroitement l'embryon à l'organe qui le nourrit. S'il a persisté dans des formes assez différentes, telles que les *Paraperipatus* et une espèce au moins du genre *Peripatopsis* (*P. Sedgwicki*), on le voit se modifier de nos jours dans le dernier de ces genres, où il évolue nettement vers l'oviparité. Cette évolution se manifeste par la disparition de la vésicule (encore indiquée dans le *P. Moseleyi*), par la transformation de l'œuf qui devient plus gros (500 à 600 μ dans le *P. capensis*) et par l'accumulation de quelques réserves ovulaires. Grâce à ces réserves et à la plus grande surface absorbante, la nutrition embryonnaire se trouve dès le début assurée.

Le mode de *nutrition par l'intermédiaire d'un placenta* a l'avantage de puiser aux sources mêmes les matériaux nutritifs ; aussi paraît-il être fixé dans les nombreuses espèces où il se présente c'est-à-dire dans le grand genre *Peripatus*. Chez aucun de ces animaux, en effet (sauf peut-être dans le *P. Dominicæ* var. *juanensis*), on n'observe le moindre signe d'une évolution de l'œuf, qui reste toujours petit (40 μ environ) et probablement identique à ce qu'il était chez les Onychophores primitifs. Cette fixité remarquable dans le mode de nutrition placentaire me porte à croire que le placenta n'a jamais dû exister dans les *Eoperipatus*, Onychophores munis de gros œufs et qui évoluent manifestement vers l'oviparité ; et dès lors ces animaux auraient divergé de la souche des *Peripatus* à une période très primitive où le placenta n'existait pas encore. Je reconnais d'ailleurs que la suppression du placenta pourrait se produire, comme celle de la vésicule trophique, par croissance de l'œuf et accumulation de jaune ovulaire, mais aucune observation ne vient à l'appui de cette hypothèse qui m'avait séduit tout d'abord (*1902*, 723) et que seules pourraient justifier de nouvelles découvertes.

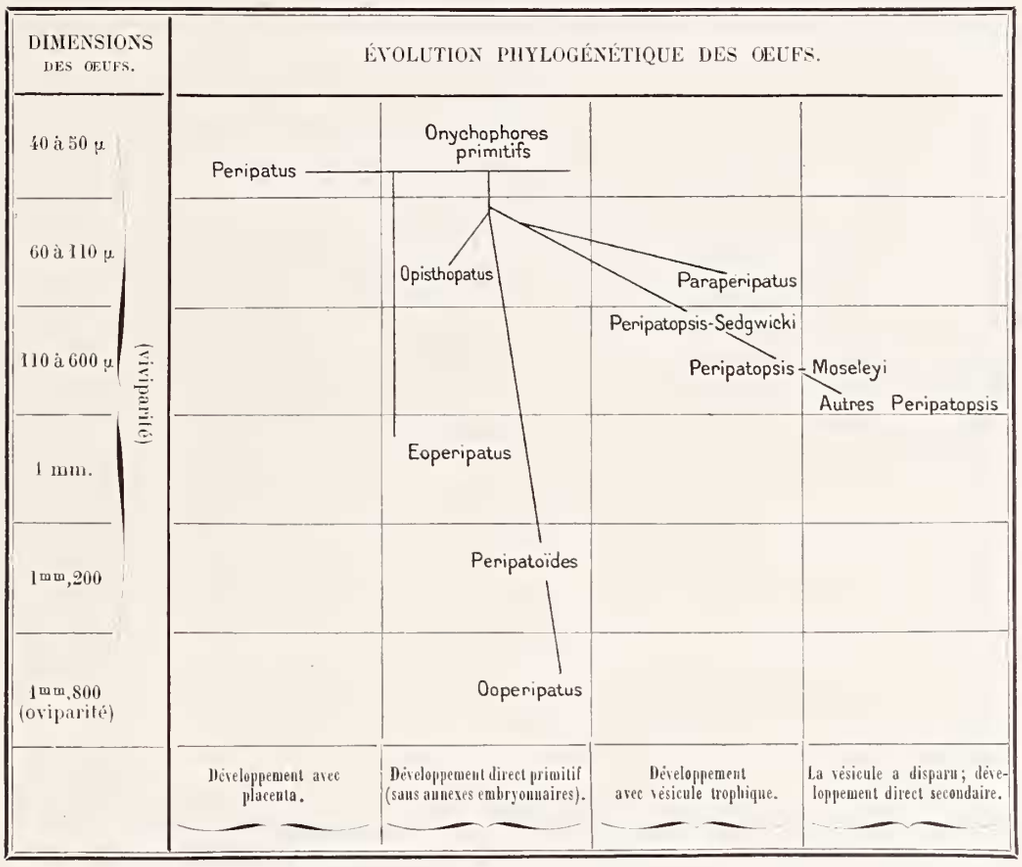
(1) Il convient de diviser la classe des Onychophores en deux sous-familles : les *Péripatidés* (*Peripatus*, *Eoperipatus*) et les *Péripatopsidés* (tous les autres genres). Cette classification est nettement indiquée dans le tableau de la page 47.

Il est donc sage, dans l'état actuel de nos connaissances, de regarder comme légitime la première de ces hypothèses et dès lors, il faut considérer comme également très probable : 1° que le type de la famille des Péripatidés s'est fixé de très bonne heure ; 2° que l'évolution directe a d'abord été la règle primitive chez tous les Onychophores de cette famille et qu'elle ne s'est maintenue que dans le groupe indo-malais (*Eoperipatus*) ; 3° que le placenta des formes américaines et africaines (*Peripatus*) ne s'est produit qu'après coup et qu'il ne représente pas un organe larvaire modifié. Cette dernière conclusion doit s'étendre aussi, fort vraisemblablement, à l'organe trophique, dont les analogies avec le placenta sont évidentes ; elle est en désaccord avec certaines vues que j'avais émises (*1902*) et justifie, dans une certaine mesure, le nom d'*Eoperipatus* que M. Evans a donné aux Péripatidés indo-malais. Je dis « dans une certaine mesure, » car ces Onychophores, au point de vue du volume des œufs, ne sont guère plus primitifs que les *Peripatoides* et ils le sont beaucoup moins que les *Opisthopatus*, beaucoup moins surtout que les *Peripatus* où se trouvent conservés, à peu près intacts, les traits primitifs du groupe.

J'ai schématisé dans le tableau ci-contre les caractères essentiels de l'évolution des œufs et du développement dans les divers genres de la classe.

Ce tableau montre que l'évolution phylogénétique des Onychophores est beaucoup plus complexe qu'on ne l'avait jamais cru jusqu'ici ; nous sommes loin des deux branches évolutives divergentes admises par M. Kennel (*1885*, 108), très loin également des conceptions que j'ai antérieurement exposées à plusieurs reprises et notamment dans mon travail sur l'*Opisthopatus Blainvillei* (*1902*, 723). C'est par la comparaison minutieuse de tous les faits qu'on arrive à jeter la lumière sur des questions aussi complexes ; mieux éclairé par la synthèse que j'ai entreprise, je reconnais bien volontiers que certaines de mes conclusions furent trop générales. Il est peu probable que tous les Onychophores aient eu dès l'origine un placenta, il est peu probable également qu'ils évoluent tous vers l'oviparité. *Issus de formes caractérisées, comme l'ancêtre aquatique, par des œufs très petits, ils se sont développés par toutes les méthodes possibles, les uns directement, les autres au moyen d'une vésicule trophique*

ou d'un organe placentaire, et cela quel que soit le type morphologique auquel ils appartiennent ; indépendants de l'utérus maternel durant leur vie embryonnaire, les Onychophores à développement direct et ceux munis d'une vésicule ont accumulé du jaune ovulaire et évoluent vers l'oviparité, les autres (Peripatus) *ont acquis des attaches maternelles, et le développement placentaire y paraît définitivement fixé.*



L'évolution ovulaire des Onychophores, telle que je viens de la décrire, n'est pas sans analogie dans le règne animal ; la plupart des groupes zoologiques importants pourrait nous en fournir quelques preuves. Qu'il me suffise de rappeler ici le curieux parallélisme qui semble exister, à ce point de vue, entre les Vertébrés amniotes et les animaux très primitifs qui nous occupent. Dans son très suggestif travail sur *la Phylogénie de l'amnios et la signification du trophoblaste*, M. Hubrecht a montré

comment les Amphibiens, pour donner naissance aux Vertébrés amniotes, se sont essayés et s'essayent encore aujourd'hui à la viviparité (Salamandre noire citée aussi par M. Kennel, certaines Cécilies, etc.), et comment cette tentative a conduit, par quatre voies indépendantes, aux quatre groupes des Vertébrés supérieurs : les Sauropsidés et les Mammifères ornithodelphes qui pondent des œufs bien protégés et riches en réserve nutritive jaune, les Mammifères didelphes où la nutrition embryonnaire s'effectue aux dépens d'un œuf réduit et d'une grande vésicule trophique, enfin les Mammifères supérieurs ou monodelphes, chez lesquels l'œuf conserve les faibles dimensions ancestrales, en même temps que le trophoblaste devient un placenta persistant. Les Amniotes comme les Onychophores, en d'autres termes, ont une origine polyphylétique, à partir de types ancestraux qui s'adaptaient à la vie terrestre et dont les œufs de petite taille subissaient une segmentation méroblastique ; au point de vue de l'évolution de l'œuf et de l'embryon, les *Sauropsidés* ne sont pas sans ressembler beaucoup aux *Ooperipatus*, les *Didelphes* aux *Paraperipatus* (mais avec un trophoblaste adhérent) et les *Monodelphes* aux *Peripatus*. Je n'insiste pas sur cette comparaison, encore qu'elle soit très curieuse ; les mêmes causes biologiques ont produit les mêmes effets dans des groupes aussi éloignés que possible, mais il va de soi qu'on ne saurait invoquer une proposition d'un ordre aussi général en faveur des vues qui sont émises dans ce chapitre, au sujet des Onychophores.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1902. E.-L. Bouvier. — Sur l'organisation, le développement et les affinités du *Peripatopsis Blainvillei* Gay-Gervais (*Zool. Jahrb., Anat.*, Suppl. V : *Fauna chilensis* de L. Plate, Bd II, p. 675-730, pl. XX-XXII et 2 figures dans le texte, 1902).

1891[a]. A. Dendy. — On the Oviparity of Peripatus Leuckartii (*Proc. Roy. Soc. Victoria*, p. 31-34, 1891).

1891[b]. *Ibid.* — An oviparous species of Peripatus (*Nature*, vol. 44, p. 468 ; 1891).

1891[c]. *Ibid.* — The Reproduction of Peripatus Leuckartii Sänger (*Zool. Anz.*, Bd XIV, p. 461-463 ; 1891).

1891[d]. *Ibid.* — Mode of Reproduction of *Peripatus Leuckartii* (*Victorian Naturalist*, p. 67 ; 1891).

1892[a]. *Ibid.* — Further Notes on the Oviparity of the larger Victorian *Peripatus*, generally known as Peripatus Leuckartii (*Proc. linn. Soc. N. S. Wales* (2), vol. 7, p. 267-276. Également dans *Proc. Roy. Soc. Victoria*, p. 27-35, 1892, et *Ann. Nat. Hist.* (6), vol. 10, p. 136-144 ; 1892).

1892[b]. *Ibid.* — Further Observations on the eggs of Peripatus (*Austral. Assoc. Adv. of Science*, p. 9-14 ; 1892).

1893. *Ibid.* — The Hatching of a Peripatus Egg (*Proc. Roy. Soc. Victoria*, p. 118-119 ; 1893. Également dans *Nature*, vol. 47, p. 508 ; 1893).

1895[a]. *Ibid.* — The Cryptozoic Fauna of Australasia [*Austral. Assoc. Adv. of Science*, Brisbane (President Address, section D) ; 1895].

1895[b]. *Ibid.* — Preliminary Notes on the Reproductive Organs of Peripatus oviparus (*Zool. Anz.*, Bd XVIII, p. 264-266 ; 1895).

1895[c]. *Ibid.* — Description of *Peripatus oviparus* (*Proc. linn. Soc. N. S. Wales* (2), vol. 10, p. 195-200 ; 1895).

1900. *Ibid.* — Preliminary Note on a proposed new genus of Onychophora (*Zool. Anz.*, Bd XXIII, p. 509-511 ; 1900).

1902. *Ibid.* — On the Oviparous Species of Onychophora (*Quat. J. Mic. Sc.*, vol. 45, p. 363-415, pl. XIX-XXII ; 1902).

1901[a]. R. Evans. — On two New Species of Onychophora from the Siamese Malay States (*Ibid.*, vol. 44, p. 473-538, pl. XXXII-XXXVII ; 1901).

1901[b]. *Ibid.* — On the Malayan species of Onychophora. Part. II : The Development of *Eoperipatus Weldoni* (*Ibid.*, vol. 45, p. 41-88, pl. V-IX ; 1901).

1890. J. J. Fletcher. — Additional Notes on *Peripatus Leuckarti* (*Proc. linn. Soc. N. S. Wales* (2), vol. 5, p. 469-486 ; 1890).

1892. *Ibid.* — A viviparous australian Peripatus (P. Leuckartin, Säng.). [*Ibid.* (2), vol. 7, p. 179-196 ; 1892].

1885. E. Gaffron. — Beiträge zur Anatomie und Histologie von Peripatus (*Zool. Beitr.*, Bd. I, p. 33-60, Taf. VII-XII, et p. 145-163, Taf. XXI-XXIII ; 1885).

1876. F. W. Hutton. — On Peripatus Novæ-Zealandiæ (*Ann. nat. Hist.* (4), vol. 18, p. 360-369, pl. XVII ; 1876).

1885. J. von Kennel. — Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp. (*Arb. zool. Inst. Würzburg*, Bd VII, p. 95-229, Taf. V-XI ; 1885).

1888. *Ibid.* — Suite et fin du même travail (*Ibid.*, Bd VIII, p. 4-93, Taf. I-VI ; 1888).

1892. E. Korschelt und K. Heider. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der virbellosen Thiere (Specieller Theil, 2tes Heft ; 1892).

1902-1903. *Ibid.* — Même ouvrage (Allgemeiner Theil, 1tes Lief. 1902, 2te Lief. 1903).

1874. H. N. Moseley. — On the Structure and Development of *Peripatus capensis* (*Phil. Trans.*, vol. 164, p. 757-782, pl. LXXII-LXXVI ; 1874).

1877. *Ibid.* — Remarks on Observation made by Captain Hutton, Director of the Otago Museum, on *Peripatus Novæ-Zealandiæ*, with Notes on the Structure of the Species (*Ann. Nat. Hist.* (4), vol. 19, p. 85-91 ; 1877).

1899. W. F. Purcell. — On the South African Species of Peripatidæ in the Collection of the South African Museum (*Ann. South Afric. Mus.*, vol. I, p. 331-351 ; 1899).

1901. *Ibid.* — On the Anatomy of *Opisthopatus cinctipes*, Purc. with Notes on other, principally South African, Onychophora (*Ibid.*, vol. II, p. 67-116, pl. X-XII ; 1900).

1888. W. L. Sclater. — On the Early Stages of the Development of a South American Species of Peripatus (*Quat. J. Mic. Sc.* (3), vol. 28, p. 343-363, pl. XXIV ; 1888).

1885. A. Sedgwick. — The Development of the Cape Species of Peripatus. Part. I (*Quat. J. Mic. Sc.*, vol. 25, p. 449-468, pl. XXXI-XXXII ; 1885).

1886a. *Ibid.* — *Ibid.*, Part. II. (*Ibid.*, vol. 26, p. 175-242, pl. XII-XIV ; 1886).

1887. *Ibid.* — *Ibid.*, Part. III. (*Ibid.*, vol. 27, p. 467-550, pl. XXXIV-XXVVII ; 1887).

1888a. *Ibid.* — *Ibid.*, Part. IV. (*Ibid.*, vol. 28, p. 373-396, pl. XXVI-XXIX ; 1888).

1886b. *Ibid.* — On the Fertilised Ovum and Formation of the Layers of the South African Peripatus (*Proc. Roy. Soc.* London, vol. 39, p. 239-244 ; 1885).

1888b. *Ibid.* — A Monograph on the Species and Distribution of the genus Peripatus (Guilding) (*Quat. J. Mic. Sc.*, vol. 28, p. 431-494, pl. XXIV-XL ; 1888).

1891. *Ibid.* — An Oviparous Species of Peripatus (*Nature*, vol. 44, p. 494 ; 1891).

1888. L. Sheldon. — On the Development of *Peripatus Novæ-Zealandiæ* (*Quat. J. Mic. Sc.*, vol. 28, p. 205-237, pl. XII-XVI ; 1888).

1889. *Ibid.* — On the Development of *Peripatus Novæ-Zealandiæ* (*Ibid.*, vol. 29, p. 283-293, pl. XXV-XXVI ; 1889).

1890. *Ibid.* — The Maturation of the Ovum in the Cape and New Zealand Species of Peripatus (*Ibid.*, vol. 30, p. 1-29, pl. I-III ; 1890).

1896. T. Steel. — Observations on Peripatus (*Proc. linn. Soc. N. S. Wales* (2), vol. II, p. 94-103 ; 1896).

1898. A. Willey. — The Anatomy and Development of Peripatus Novæ-Britanniæ, 52 p., 4 Pl., 1898. Cambridge.